

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

Etude du phytoplancton du Lac Tanganyika: productions particulaire et dissoute

Stenuite, Stephane

Award date:
2003

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone: + 32(0)81.72.44.18 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E-mail: joelle.jonet@fundp.ac.be - <http://www.fundp.ac.be/fundp.html>

Etude du phytoplancton du Lac Tanganyika : production particulaire et dissoute

STENUITE Stephane

Résumé

Plusieurs travaux récents suggèrent que le réchauffement climatique actuellement observé a pour conséquence de diminuer la productivité du lac Tanganyika. Notre étude s'intègre dans le cadre du projet CLIMLAKE, axé sur les changements climatiques et leurs effets sur l'écologie du lac Tanganyika. Sa production primaire a déjà été évaluée dans des études précédentes (Hecky & Fee, 1981 ; Sarvala *et al.*, 1999), mais plusieurs incertitudes persistent, pour diverses raisons. Notre travail a donc eu pour but d'estimer cette production. Dans ce contexte, nous nous sommes particulièrement intéressés à l'évaluation de la contribution du picoplancton, qui semble être abondant et constituer une part importante de la production particulaire.

Notre étude nous a permis d'estimer la production primaire journalière moyenne à environ $475 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, valeur proche des $600 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ avancés Hecky & Fee (1981) pour la même période de l'année. Elle nous a également montré qu'une partie importante de la production algale (55 %) était assurée par la fraction inférieure à $2 \mu\text{m}$, et qu'un couplage semblait exister entre production primaire et production bactérienne.

Ces résultats permettent de renforcer l'hypothèse de l'importance de la boucle microbienne dans la structure trophique du Lac Tanganyika.

Mémoire de licence en Sciences biologiques

Août 2003

Promoteur: Pr. J.-P. Descy

Par ces quelques lignes, je tiens à remercier toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont permis l'aboutissement de mes études à travers ce travail. Un volume complet pourrait être consacré à la liste de toutes les personnes que j'aimerais remercier. L'espace est malheureusement restreint, et la liste ne sera donc pas exhaustive...

Mes premiers remerciements s'adressent tout naturellement au Pr. Jean-Pierre Descy, d'abord pour m'avoir accueilli dans son unité de recherche, et ensuite pour m'avoir donné la possibilité de réaliser ce mémoire et ce séjour inoubliables.

Je remercie le Dr. Pierre-Denis Plisnier, MM. Bruno Leporcq, Samuel Pirlot, Denis Langlet, ainsi que Julie et Arnaud, pour tous ces bons moments passés de l'autre côté de l'équateur.

Merci au Dr. Harris Phiri et aux membres du département des pêches de Mpulungu, pour nous avoir accueillis dans leur équipe, et nous avoir faits découvrir et partager les beautés du lac. Merci à toutes les personnes rencontrées au cours de ce séjour, et particulièrement à Samson et à Veronica. De ces quelques semaines passées en Zambie, je garderai grâce à vous des souvenirs impérissables.

Un grand merci à l'ensemble des membres de l'URBO, tout spécialement à Bruno Leporcq, pour la mise au point et l'explication détaillée des protocoles, et François Darchambeau, pour sa patience et sa disponibilité lors des corrections et des révisions. Ce travail n'aurait jamais été possible sans vous.

Même s'il m'est impossible de citer tout le monde, je tiens à remercier les personnes qui, par leurs notes de cours, m'ont permis pendant ces quatre années de trouver l'inspiration lors des examens : Delphine, Emmanuelle, Muriel, Laetitia, Loulou, Stéphanie, Vanessa, Christine, Caroline, Géraldine, Nicolas, Johan, Fabien, Robert...

Pour ces quatre années de rire, merci à tous les étudiants de biologie, notamment Zob, Oli, Christophe, Eric et plus particulièrement aux membre de l'Empire : Vanessa ; Stéphanie, la Dame de Fer ; Graham le Fou, fan du Bocq, de la Loue et du Drugeon ; Robert, ses chaussures magiques et sa lichette franche ; Fabien, plus Don Juan que bouffon ; Caroline, toujours prête à aider même quand elle est à la bourre ; Johan le Barbare, dernier rempart contre le désordre et le chaos ; Christine (prénom), pour son rire inimitable ; Géraldine, mon bonsaï préféré ; Jon, fidèle Conseiller, mais également Technopat et Parrain à ses heures perdues : merci de m'avoir protégé de la malveillance de la Comtesse de Keralik, et d'avoir contribué au renouveau culturel de l'Empire en nous faisant connaître Cindy Lauper Jr.

Une petite pensée pour ces personnes bien intentionnées qui ont, à maintes reprises et de manière non déguisée, tenté de nous décourager d'étudier l'écologie. Ne vous en déplaie, cette science ne se résume pas à utiliser des filets à papillons, elle utilise également des filets à plancton.

Merci à la communauté, et donc à vous, d'avoir cotisé pour donner la possibilité à quiconque, sans distinction sociale, d'entamer des études. Merci de continuer de soutenir ce système, afin de donner à d'autres la même chance que celle que vous m'avez offerte.

Enfin, pour terminer, je tiens à remercier mes parents, sans qui tout cela n'aurait jamais été possible. Une de mes plus grandes fiertés est d'avoir des parents comme les miens, qui m'ont toujours offert la possibilité de réaliser mes désirs, qui m'ont toujours soutenu dans mes choix, et m'ont toujours laissé libre de ceux-ci. Merci infiniment...

1 Introduction

Situé en Afrique de l'Est (fig. 1 ;2), au niveau de la Vallée du Rift, le lac Tanganyika a été formé au cours du Miocène, lorsque les activités tectoniques ont fissuré la plaque continentale. D'une surface de 32600 kilomètres carrés, il est long de 650 kilomètres, avec une largeur moyenne de 50 kilomètres. Son altitude est de 773 mètres. La profondeur maximale est de 1310 mètres dans le bassin Nord et de 1470 mètres dans le bassin Sud (Coulter, 1991). Ces caractéristiques font du lac Tanganyika le plus grand et le plus profond des anciens lacs africains (Coulter, 1991).

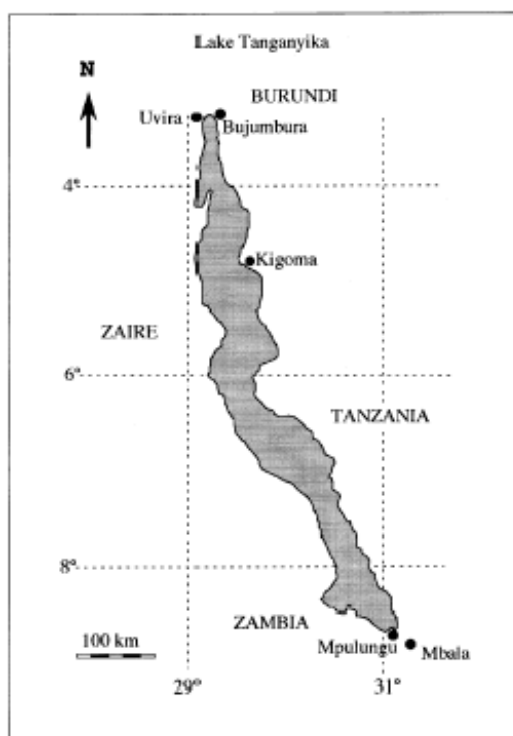


Fig. 2 : Carte du Lac Tanganyika
(Plisnier, 1997)

Les principaux émissaires du lac Tanganyika sont la Malagarasi à l'est, et la Ruzizi au nord, seul exutoire connu du lac Kivu. De nombreuses rivières temporaires se jettent également dans le lac lors de la saison des pluies. Le seul exutoire du lac, la Lukuga, située sur la côte ouest, ne représente que 6 % des pertes en eau, la majorité des pertes étant causée par l'évaporation (Coulter, 1991).

Les premières observations ont tout d'abord conduits les scientifiques à classer le lac comme étant oligotrophe, à cause des faibles concentrations en nutriments dans l'épilimnion, des fortes transparences et des faibles densités phytoplanctoniques. Cependant, plusieurs observations de blooms phytoplanctoniques, de mouvements de zooplancton et de poissons montrent que certaines parties du lac peuvent soutenir une forte productivité (Van Meel, 1987).

Contenant près d'un sixième des réserves mondiales en eau douce, le lac Tanganyika est également celui qui peut supporter la plus forte production piscicole continentale (Hecky & Fee, 1981). Ses pêches hautement productives, principalement dominées par deux espèces de clupéidés planctonophages (*Stolothrissa tanganyicae* et *Limnothrissa miodon*) et une espèce piscivore (*Lates stappersi*), fournissent entre 25 et 40 % de la demande en protéines animales aux populations des pays avoisinants (Nixon, in O'Reilly *et al.*, 2003). Si l'on y ajoute le haut taux d'endémisme parmi les organismes qui y sont contenus (spécialement chez les cichlidés, chers aux aquariophiles), il apparaît immédiatement que le lac Tanganyika est d'un grand intérêt, tant sur le plan économique que sur le plan écologique.

2 Caractéristiques physico-chimiques

2.1 Caractéristiques physiques

2.1.1 Transparence de l'eau

Le lac Tanganyika se caractérise par une grande transparence de l'eau. Celle-ci influence fortement la production primaire, puisqu'elle détermine la hauteur de la colonne d'eau dans laquelle les algues sont capables de photosynthétiser. La quantité de lumière disponible pour cette photosynthèse dépend de l'éclairement, de l'extinction lumineuse verticale et de la profondeur de la zone de mélange. Le coefficient d'extinction lumineuse, autre expression de la transparence de l'eau, est habituellement mesuré par le disque de Secchi.

2.1.2 Stratification

Une caractéristique importante de l'eau est sa densité, et notamment le fait que celle-ci est fonction de la température (*fig. 3*). Un mélange ne pouvant se faire qu'entre des eaux de même densité, une stratification s'installe dans un lac lorsque la température n'est pas uniforme sur toute la colonne d'eau. Trois parties peuvent alors être distinguées (*fig. 4*) :

- l'épilimnion, ou partie superficielle du lac où la température est stable et élevée ;
- le métalimnion, comprenant la thermocline, où la température de l'eau diminue rapidement ;
- l'hypolimnion, correspondant à la partie la plus profonde du lac, et où la température redevient constante ;

Les lacs tropicaux sont chauds à toutes les profondeurs, et à ces températures, une différence de 2 ou 3 °C est suffisante pour causer une stratification stable (Hecky & Kling, 1987). Une comparaison intéressante peut être faite avec le lac Baïkal. Celui-ci est similaire au lac Tanganyika, en termes de volume et de profondeur. Cependant, il est situé dans les régions tempérées, et subit donc des périodes d'hiver et d'été très marquées. Cela permet un mélange complet du lac Baïkal, et une réoxygénation des couches les plus profondes. A l'opposé, la stratification du lac Tanganyika persistant toute l'année, celui-ci est méromictique (Coulter, 1991).

Deux couches peuvent donc y être distinguées :

- le mixolimnion, correspondant à la couche supérieure du lac, oxygénée et subissant les mélanges saisonniers ;

- le monimolimnion, correspondant à la couche inférieure, anoxique et ne subissant aucun phénomène de mélange ;

Mixolimnion et monimolimnion sont séparés par l'oxycline, correspondant à la profondeur à partir de laquelle les eaux deviennent anoxiques. Cette oxycline se situe aux alentours de 200 mètres dans le bassin sud, et 150 mètres dans le bassin nord (Edmond *et al.*, 1993 ; Hecky *et al.*, 1996). Le monimolimnion comprend un immense volume d'eau chargée en nutriments, qui réalimentera les zones supérieures appauvries lors des mélanges saisonniers et des upwellings dans le sud (Coulter, 1991).

Il existerait en fait, selon Coulter (*fig. 5*) et à partir d'observations menées pendant la période de stratification du lac, quatre couches différentes (Beadle, 1981) :

- une couche comprise entre la surface et 50-80 mètres de profondeur, où se produit une circulation journalière
- une couche située entre 80 et 200 mètres, où s'observe une circulation saisonnière ; dans cette couche existent une ou plusieurs thermoclines, dont la profondeur varie, ainsi qu'un gradient d'oxygène
- entre 200 et 700 mètres, une zone de température minimale et anoxique
- au-delà de 700 mètres jusqu'au fond, une couche anoxique où la température est légèrement plus élevée ($0,1^{\circ}\text{C}$)

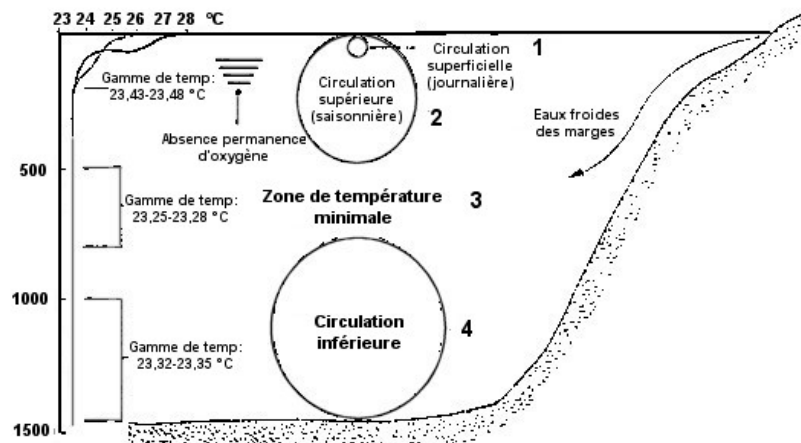


Fig. 5 : Stratification et circulation des eaux dans le bassin nord du Lac Tanganyika (modifié de Beadle, 1981)

2.1.3 Hydrodynamique

Bien que la température soit relativement constante tout au long de l'année, il est possible de différencier deux saisons en Afrique de l'Est : la saison sèche et la saison des pluies. La saison sèche, qui s'étale de mai à septembre, est caractérisée par des vents forts et réguliers, les Alizés du sud-est, qui ont un effet important sur l'hydrodynamique du lac. La saison des pluies, de fin septembre à début mai, est caractérisée par des précipitations abondantes, spécialement durant les mois de novembre, décembre et avril.

La position et l'orientation géographique du lac Tanganyika le rendent particulièrement sensible à ces vents du sud-est, qui ont un effet important sur l'oscillation de l'épilimnion (Plisnier *et al.*, 1999) (*fig. 6*).

En mai-juin, les vents du sud-est poussent les eaux chaudes de l'épilimnion vers le nord du lac; un upwelling se produit au sud (*fig. 7*). Il en résulte un apport vers la surface d'eaux froides de l'hypolimnion, riches en nutriments. Des plus hautes biomasses phytoplanctoniques résultant de cet upwelling ont été observées (Beauchamp, Coulter, *in* Plisnier *et al.*, 1999). La transparence diminue (8 – 10 mètres au lieu de 12 – 18 mètres durant la saison des pluies).

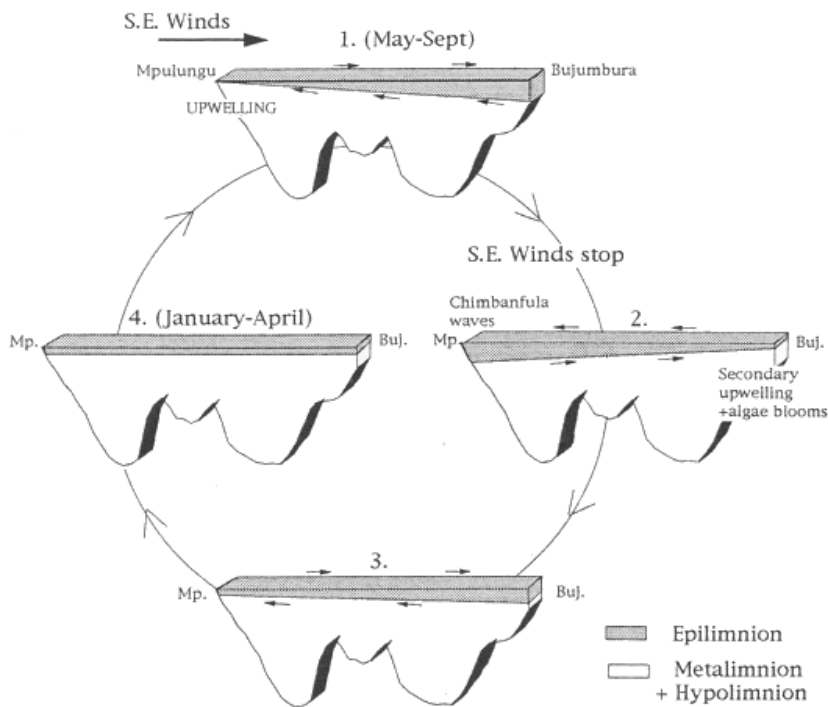


Fig. 6 : Représentation du déplacement des couches d'eau au cours d'une année (Plisnier *et al.*, 1999)

A la fin de la saison sèche (septembre), les vents du sud-est cessent, et le métalimnion retourne à une position horizontale, mais continue d'osciller pendant plusieurs mois. Un upwelling secondaire peut se produire en octobre – novembre dans le nord du lac (Plisnier *et al.*, 1999). Les oscillations de la thermocline indiquent l'existence de vagues internes (Coulter, 1991 ; Chitamwebwa, 1999), qui jouent également un rôle important dans le réapprovisionnement en nutriments des eaux de l'épilimnion. Ces vagues internes, au contraire des upwellings qui sont des événements localisés et restreints à quelques mois, agissent sur l'entièreté du lac et ne connaissent pas d'interruption durant l'année (Plisnier, 1996).

2.2 Caractéristiques chimiques

2.2.1 Composition ionique

Les eaux du lac Tanganyika sont classées parmi les eaux bicarbonatées-sodico-potassiques-magnésiennes (Van Meel, 1987). Leur composition est similaire à celles d'autres lacs africains tels les lacs Kivu ou Edouard (Talling, 1963).

2.2.2 pH et alcalinité

Les eaux du lac sont alcalines. Le pH moyen est de 9 en surface, et diminue avec la profondeur (Van Meel, 1987). Cette diminution affecte ainsi le pH des eaux de surface au moment de l'upwelling (Plisnier *et al.*, 1996).

2.2.3 Oxygène dissous

La quantité d'oxygène dissous dans l'eau dépend tant de phénomènes physiques (échanges avec l'atmosphère) que de phénomènes biologiques (photosynthèse et respiration). Les eaux de surface du lac sont généralement saturées ou sursaturées en oxygène dissous (Plisnier *et al.*, 1996). La concentration en oxygène dissous diminue ensuite avec la profondeur. Elle permet d'établir une profondeur limite sous laquelle les eaux sont anoxiques. Cette profondeur, appelée oxycline, se situe à environ 200 mètres dans le bassin nord, et environ 150 mètres dans le bassin sud (Edmond *et al.*, 1993). Les concentrations en oxygène dissous vont être affectées lors des upwellings, car les eaux anoxiques de l'hypolimnion peuvent atteindre la surface, réduisant ainsi les concentrations en oxygène dissous des couches supérieures (Coulter, 1991).

2.2.4 Nutriments

La conversion de l'énergie solaire par les organismes autotrophes s'accompagne d'une assimilation de nutriments, à l'origine présents principalement sous forme inorganique (Talling & Lemoalle, 1998). On définira un nutriment comme un élément nutritif essentiel à la croissance algale. Sont plus spécialement considérés comme nutriments l'azote, le phosphore et le silicium. Certains auteurs se basent sur les concentrations en nutriments (notamment) pour établir le statut trophique (*Tab. I*) d'un lac (Wetzel, 1983).

Le lac Tanganyika peut voir ses eaux de surface appauvries en nutriments par suite de l'activité biologique. Cet appauvrissement est accentué par la méromixie, qui empêche les eaux du monimolimnion, riches en nutriments, de réalimenter les couches supérieures. La rétention des nutriments étant particulièrement élevée dans le lac (Hecky *et al.*, 1996), celui-ci est essentiellement dépendant des apports internes. La quantité de nutriments dans la colonne d'eau (*fig. 8*) va donc fortement dépendre de l'hydrodynamisme du lac.

En saison des pluies, le mixolimnion est stratifié ; les nutriments quittent les couches supérieures par sédimentation, et s'accumulent au niveau du métalimnion et de l'hypolimnion (Coulter, 1991). Seuls la diffusion verticale et les échanges à l'interface épilimnion-métalimnion permettent un retour des nutriments dans l'épilimnion.

En saison sèche, les alizés du sud-est refroidissent l'épilimnion, brisant du coup sa stratification : les mélanges verticaux permettent une remontée des nutriments du métalimnion vers l'épilimnion. Les upwellings observés au sud et parfois au nord du lac ramènent également des quantités importantes de nutriments dans les eaux de surface.

2.2.4.1 Azote

Dans l'épilimnion, les concentrations en azote sont faibles, car celui-ci est rapidement assimilé par les producteurs primaires. Au-delà de 300 mètres, la concentration en ammoniacque augmente avec la profondeur. Celui-ci, qui provient essentiellement de la décomposition bactérienne hétérotrophe, est en effet souvent confiné à l'hypolimnion (Wetzel, 1983). Les concentrations en nitrites et nitrates ne varient pas significativement en regard de celles de l'épilimnion.

Il existe, au niveau de l'oxycline, une intense dénitrification de la part des bactéries, qui utilisent les nitrates comme accepteurs finaux d'électrons. Ils sont successivement réduits en nitrites, en oxydes d'azote puis en azote, qui s'équilibre finalement avec les concentrations atmosphériques.

Cette importante dénitrification au niveau de l'oxycline réduit considérablement les quantités d'azote disponibles dans le mixolimnion (Edmond *et al.*, 1993). Bien que l'azote puisse provenir des précipitations ou des fixations biologiques de l'azote atmosphérique (cyanobactéries à hétérocystes), la productivité du lac repose cependant principalement sur l'apport interne en nutriments, et donc sur son hydrodynamisme.

2.2.4.2 Phosphore

Dans les différentes formes sous lesquelles le phosphore est présent dans les eaux d'un lac, les producteurs primaires utilisent principalement les formes inorganiques, c'est à dire le phosphore dissous et les orthophosphates (H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}). Tout comme pour l'azote minéral, les concentrations en phosphates dissous sont faibles dans l'épilimnion, à cause de l'assimilation par les organismes. En dessous de 300 mètres, les phosphates augmentent avec la profondeur.

2.2.4.3 Silicium

Le silicium est particulièrement important pour les diatomées qui l'utilisent sous forme de silice (SiO_2) lors de l'élaboration de leur frustule. La concentration en silice est faible dans les eaux de surface (moins de 1 mg l^{-1} (Van Meel, 1987)) ; elle augmente progressivement à partir de 60 mètres, probablement à cause de la redissolution des frustules de diatomées mortes qui sédimentent (Van Meel, 1987). La source principale de Si pour les organismes planctoniques siliceux provient du monimolimnion, les rivières ne contribuant qu'à 3 % de l'apport en Si dans le mixolimnion (Coulter, 1991).

2.2.4.4 Limitation de la croissance algale

Les trois principaux nutriments (Si, N, P) sont potentiellement limitants pour le phytoplancton, en particulier dans l'épilimnion des lacs stratifiés, quand la croissance est importante et donc la demande en nutriments élevée. Un nutriment sera considéré comme limitant quand sa disponibilité est insuffisante par rapport aux besoins de la croissance algale.

Une première approche pour évaluer le nutriment potentiellement limitant est l'analyse des rapports C : N : P dans la biomasse algale. Ils sont ensuite comparés au *redfield ratio*. Ce rapport se réfère à la composition élémentaire moyenne de la biomasse d'un phytoplancton se développant sans limitation par les nutriments, c'est-à-dire quand son taux de croissance est maximal.

Dans ces conditions, le rapport C : N : P (en atomes) dans la biomasse est proche de 106 : 16 : 1. Un trop grand écart par rapport au redfield ratio permet de déterminer quel nutriment provoque la carence. Cette technique ne donne cependant qu'une indication de l'état nutritionnel de l'ensemble de la biomasse, les rapports stœchiométriques permettant une croissance optimale étant propres à chaque espèce.

Une méthode similaire, utilisant cette fois le rapport entre l'azote total (TN) et le phosphore total (TP) (comprenant donc à la fois les formes organiques, inorganiques, dissoutes et particulaires), permet également de détecter le nutriment potentiellement limitant. Un rapport TN : TP inférieur à 20 indiquera une déficience en azote, alors qu'un rapport supérieur à 50 signifiera une carence en phosphore (Guildford & Hecky, 2000).

Une autre approche utilisée pour déterminer quel nutriment est limitant est celle des bioessais. Lors de ces expériences, une quantité de nutriments donnée est ajoutée à une culture dont on examine la réponse : le nutriment limitant étant celui qui provoque la plus forte augmentation de croissance des algues planctoniques.

Les deux techniques ont été appliquées au lac Tanganyika. L'étude des rapports stœchiométriques des nutriments indiquent une déficience modérée en azote et en phosphore ; les bioessais effectués indiquant, eux, une limitation potentielle par le phosphore (Jarvinen *et al.*, 1999).

3 Caractéristiques biologiques

3.1 Phytoplancton

Situé à la base de la structure trophique dans les écosystèmes aquatiques, le phytoplancton présente un grand intérêt d'étude. Ses biomasses sont souvent estimées indirectement par la chlorophylle *a*, pigment photosynthétique présent chez toutes les algues.

Les biomasses algales moyennes estimées (*fig. 11*) en octobre 1975 étaient de $1,1 \mu\text{g l}^{-1}$ dans le nord et $0,7 \mu\text{g l}^{-1}$ dans le sud (Hecky & Kling, 1981). Des analyses en fluorescence montrent des valeurs proches de $1 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-3}$ (Sarvala *et al.*, 1999). Des biomasses importantes (plusieurs dizaines de $\text{mg chl } a \text{ m}^{-3}$) peuvent être observées lors de blooms locaux (Sarvala *et al.*, 1999).

L'assemblage phytoplanctonique des lacs africains est souvent dominé par les cyanophycées, les chrysophycées et les diatomées (Hecky & Kling, 1987).

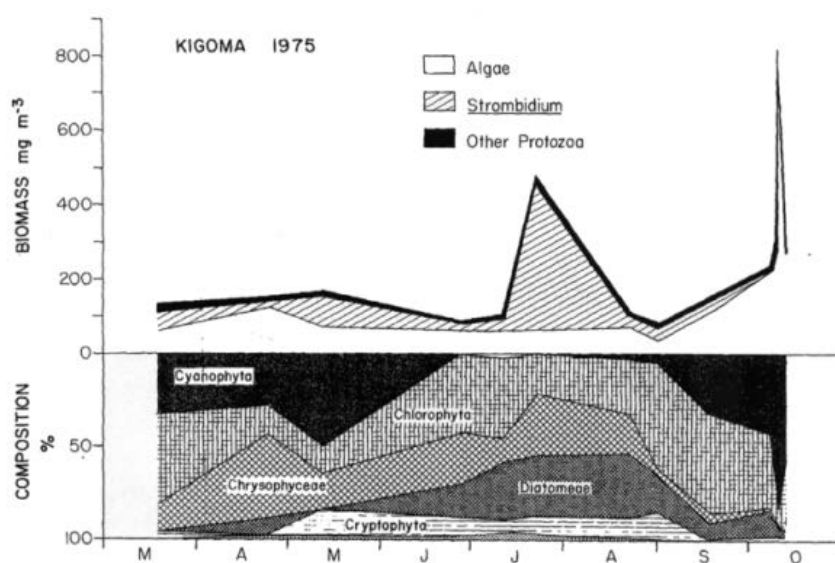


Fig. 10 : Succession temporelle des communautés algales à Kigoma en 1975 (Hecky & Kling, 1981)

Diverses études ont montré qu'il existait une succession temporelle dans les communautés algales du lac (*fig. 9, 10*). Ces successions peuvent résulter des fluctuations dans la disponibilité des nutriments (Haberyan & Hecky, 1987), mais aussi de la

modification de la quantité de lumière dans la colonne d'eau, à la suite d'une modification de la profondeur de mélange. Au niveau du lac Tanganyika, la période de mars – avril est ainsi caractérisée par la dominance des chlorophytes et des cyanophytes. La stratification présente à cette époque favorise en effet ces taxa (Hecky & Kling, 1987). Entre mai et août, les chrysophytes et les diatomées deviennent le groupe dominant. Ces taxa seraient avantagés par les plus faibles conditions lumineuses et les plus fortes concentrations en nutriments qui résultent de l'augmentation de la profondeur de mélange.

C'est en septembre – novembre que la plupart des classes d'algues atteignent leur biomasse maximale. Située juste après la saison sèche, où la profondeur de mélange accrue a permis une remontée des nutriments, cette période offrirait des conditions idéales de luminosité et de nutriments pour la croissance algale (Hecky & Kling, 1987).

L'observation du lac Tanganyika sur un cycle annuel révèle la présence de discontinuités, notamment des blooms algaux. Ces discontinuités peuvent être divisées en deux classes : les discontinuités aléatoires et les non-aléatoires. Les discontinuités aléatoires sont principalement dues à la turbulence, tandis que les discontinuités non-aléatoires et les pulses réguliers observés dans la production résulteraient essentiellement des vagues internes (Plisnier *et al.*, 1999).

Hecky & Fee (1981) ont estimé que parmi les lacs tropicaux, le phytoplancton du lac Tanganyika serait celui qui possède le plus haut taux de croissance. Ce taux de croissance important pourrait être le résultat d'une sélection de populations algales adaptées aux fluctuations des conditions environnementales, qui seraient capables de tirer profit de ces vagues internes.

Plusieurs études menées en milieu marin montrent que le picoplancton (*fig. 12*), soit la fraction planctonique inférieure à 2 micromètres, atteint ses plus hautes biomasses dans les eaux chaudes et pauvres en nutriments (Agawin *et al.*, 2000). De par sa taille réduite, le picoplancton posséderait une plus grande affinité envers les nutriments, lui permettant de maintenir des taux élevés d'incorporation en présence de faibles concentrations. Dans des milieux oligotrophes, cela lui offrirait un avantage compétitif face au phytoplancton de plus grande taille (Donald *et al.*, in Agawin *et al.*, 2000). Les cyanobactéries du picoplancton peuvent ainsi compter pour une fraction significative de la biomasse et de la productivité du phytoplancton, spécialement dans les milieux oligotrophes ayant des zones photiques étendues (Pearl, in Sandgren, 1988).

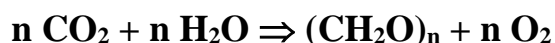
3.2 Structure trophique

3.2.1 Production primaire

Dans le lac Tanganyika, la production primaire du phytoplancton est supposée être la source majeure d'énergie pour les plus hauts niveaux trophiques, incluant les poissons (Hecky & Fee, 1981). La connaissance de la structure trophique du lac et des efficacités de transfert entre les niveaux est donc intéressante pour l'évaluation des potentiels de pêche (Sarvala *et al.*, 1999).

3.2.1.1 Production particulière

Dans le contexte étudié, la production primaire doit s'entendre comme la synthèse de molécules organiques, et donc la synthèse de biomasse, par des organismes photosynthétiques utilisant l'énergie lumineuse. Globalement, la photosynthèse se résume à l'équation suivante :



Les estimations de production primaire par le phytoplancton sont donc généralement basées sur des mesures des taux de photosynthèse, souvent par l'étude de l'incorporation de carbone radioactif (Steeman-Nielsen, *in* Vollenweider, 1974).

La production primaire dépend d'une part de la quantité de nutriments disponibles, et de la quantité de lumière dans l'eau d'autre part. Par convention, la zone dans laquelle la production nette est théoriquement possible (zone photique) est située entre la surface et la profondeur à laquelle l'intensité lumineuse est de 1 % de celle existant à la surface (I_0). Bien que les eaux du Tanganyika soient de grande transparence, la lumière peut parfois être un facteur limitant, car la zone de mélange est parfois plus profonde que la zone photique, ce qui a pour effet de diminuer la quantité de lumière moyenne à l'intérieur de la colonne d'eau (Tilzer *et al.*, 1990) (*fig. 15*). Il est donc intéressant de connaître le rapport entre la zone de mélange et la zone photique ($Z_m : Z_{eu}$).

L'étude des relations photosynthèse – lumière permet d'observer que la photosynthèse ne s'accroît pas proportionnellement à l'intensité reçue: en plus de la saturation à une valeur maximale de photosynthèse, on constate une diminution aux fortes intensités: c'est la photoinhibition (*fig. 13*). Ainsi, dans le lac Tanganyika, jusqu'à la profondeur de 5 mètres (parfois plus), les niveaux d'irradiance sont si élevés qu'une photoinhibition peut s'installer (*fig. 14*). Cependant, le mélange dans la zone épilimnétique permet sans doute d'atténuer les effets néfastes d'une radiation excessive (Sarvala *et al.*, 1999), en permettant aux algues de circuler et d'être exposées à des intensités lumineuses moindres lorsqu'elles sont entraînées dans des zones plus profondes.

Ces relations photosynthèse – lumière permettent de déterminer deux paramètres : P_{max} , qui représente l'activité photosynthétique par unité de biomasse planctonique ($\text{mg C assimilé (mg chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$) en lumière saturante ; et I_k ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), qui se définit comme "l'intensité au seuil de la saturation" et correspond à l'intensité à laquelle P_{max} serait atteint s'il n'y avait pas saturation (*fig. 13*).

Un autre paramètre fourni par les courbes photosynthèse – lumière est la valeur α . Elle correspond à la pente initiale de la relation P/I, autrement dit au rapport P_{max}/I_k , et mesure l'efficacité photosynthétique, c'est à dire la quantité de carbone fixé, par unité de biomasse, pour une quantité de lumière absorbée. Des considérations théoriques limitent la valeur α à $4,17 \text{ mmol C (mg chl } a)^{-1} (\text{mol photons m}^{-2})^{-1}$ (Reynolds, 1997). Pour les lacs tropicaux, Talling & Lemoalle (1998) citent (à partir d'études menées par exemple sur le lac Georges) des valeurs comprises entre 0,5 et $1 \text{ mmol C (mg chl } a)^{-1} (\text{mol photons m}^{-2})^{-1}$.

Les cellules algales ont la possibilité de s'adapter à des variations de lumière : les algues sciaphiles ont généralement un I_k plus bas que les algues photophiles. Une augmentation de la profondeur de la zone de mélange, qui diminue l'intensité lumineuse moyenne dans la colonne d'eau (*fig. 15*) (Tilzer *et al.*, 1990), peut mener à des relations photosynthèse – lumière qui seront interprétées comme des preuves d'adaptation à un faible éclaircissement.

La productivité du lac dépend de la radiation solaire et des nutriments ; elle va donc être fortement dépendante de son état hydrodynamique (Plisnier *et al.*, 2001), puisque c'est lui qui détermine largement la disponibilité en nutriments.

La production primaire moyenne annuelle a été évaluée à $0,8 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, ce qui est faible en comparaison avec d'autres lacs africains (*Tab. II*) (Hecky & Fee, 1981). Pour ces auteurs, l'efficacité du transfert de carbone vers les niveaux trophiques supérieurs serait très élevée, la production piscicole du lac étant très importante comparée à la production primaire. Ce rendement élevé pourrait résulter d'une courte chaîne trophique, ainsi que de l'âge important du lac, qui aurait permis la sélection de populations au rendement trophique élevé (*Tab. III*).

D'autres études ont estimé la production primaire moyenne annuelle à $1,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Sarvala *et al.*, 1999). Lors de cette étude, la production piscicole étant moindre, les auteurs en ont conclu à une faible efficacité du transfert de carbone le long de la chaîne trophique.

Il semble que ce soit le picophytoplancton qui possède le plus haut taux de production lorsqu'il se trouve dans des systèmes marins oligotrophes, alors que dans des systèmes plus productifs, c'est cette fois le phytoplancton de plus grande taille qui obtient les taux de production les plus élevés (Agawin *et al.*, 2000).

3.2.1.2 Production dissoute

La production dissoute, encore appelée production extracellulaire (ER, ou *extracellular release*), correspond à la perte de carbone assimilé sous forme de composés organiques dissous (DOC, ou *dissolved organic carbon*). Elle est donc à distinguer de la production particulaire, correspondant au carbone organique incorporé à la biomasse.

Dans un milieu naturel en zone pélagique, les composés organiques dissous présents dans l'eau peuvent résulter de plusieurs processus, parmi lesquels la lyse cellulaire (Brock & Clyne, 1984), la rupture des cellules lors de l'ingestion d'algues par le zooplancton (*sloppy feeding*), ou encore le métabolisme du glycolate produit par la photorespiration. Ce dernier mécanisme, ainsi que tout ceux impliquant une libération active de DOC par des algues saines, est généralement plus connu sous le nom d'excrétion (Brock & Clyne, 1984). L'excrétion algale est donc définie comme étant une libération de DOC pendant la photosynthèse, par une population saine (Malinsky-Rushansky & Legrand, 1996). La libération de DOC par les algues dépend de plusieurs facteurs, notamment l'espèce algale considérée (Hellebust, 1965), l'âge de la cellule (Sell et Overbeck, 1992), la disponibilité en nutriments ou encore l'intensité du rayonnement solaire.

On parlera de PER (*percentage of extracellular release*) pour exprimer le rapport entre les quantités de carbone excrétées et celles assimilées par la production primaire totale. La méthode classique du carbone radioactif pour mesurer la production primaire est fréquemment utilisée comme une estimation indirecte de l'excrétion phytoplanctonique. Dans cette méthode, la radioactivité du carbone organique contenu dans le filtrat après un temps d'incubation fixé est considéré comme excrétion phytoplanctonique (Lancelot, 1979).

De très larges gammes de PER sont rapportées, allant de 0 à 80 %, mais la moyenne chez les algues à croissance rapide serait d'environ 13 % (Baines & Pace, 1991). En fait, il existe peu d'accord sur les quantités relatives de DOC. Les valeurs différentes sont sans doute le résultat des techniques différentes dans l'élimination du carbone inorganique radioactif (Lancelot, 1979). Toutefois, plusieurs études semblent confirmer que les plus hauts PER sont généralement observés dans les systèmes oligotrophes (Petit *et al.*, 1999). L'explication pourrait être que ces systèmes contiennent généralement des petites algues au métabolisme plus élevé (Malinsky-Rushansky & Legrand, 1996).

Les produits excrétés sont, dans la plupart des cas, rapidement réassimilés par des bactéries hétérotrophes, pour lesquelles il constituent une source de carbone de haute qualité (Cole *et al.*, 1982). Les bactéries hétérotrophes sont ainsi les plus gros consommateurs de DOC, consommant parfois jusqu'à 80 % de la production primaire pélagique (Azam *et al.*, 1983). Ainsi, souvent peu de produits excrétés restent dissous, ce qui peut traduire une rapide incorporation bactérienne (Sell & Overbeck, 1992).

La réassimilation de carbone phytoplanctonique libéré sous forme dissoute, notamment par l'excrétion, constitue le point de départ de la *boucle microbienne* (Brock & Clyne, 1984).

3.2.2 Production bactérienne

Dans les écosystèmes aquatiques, de nombreuses variables vont influencer la croissance et l'abondance des bactéries planctoniques. Parmi ceux-ci, la photosynthèse du phytoplancton (Chrzanowski & Hubbard, 1989), et l'excrétion qui lui est associée, ont généralement un effet positif (Petit *et al.*, 1999). Ainsi, plusieurs études insistent sur l'importance de l'EOC (*extracellular organic carbon*) comme substrat pour la production bactérienne, et attribuent les variations journalières dans la croissance bactérienne aux variations journalières de l'excrétion de produits de la photosynthèse par les algues (Sondergaard & Riemann, 1985).

D'autres processus ont des effets antagonistes sur l'abondance bactérienne: la radiation solaire peut directement altérer l'activité bactérienne, ou au contraire la favoriser, à travers la photo-oxydation de certains composés organiques dissous ; l'activité des protozoaires et du métazooplancton peut fournir des composés organiques dissous, notamment lors du grazing, mais peut aussi avoir des effets négatifs, via la prédation que ces organismes exercent sur les bactéries (Petit *et al.*, 1999).

La contribution des bactéries à la respiration planctonique totale est comprise entre 10 et 90 % ; les plus hautes contributions se rencontrent habituellement dans les systèmes oligotrophes (Biddanda *et al.*, 2001). Dans les systèmes oligotrophes, on remarque souvent que le rapport de la biomasse bactérienne à la biomasse phytoplanctonique est plus grand que dans les eaux eutrophes, probablement parce que la biomasse bactérienne augmente plus lentement que la biomasse phytoplanctonique le long d'un gradient trophique (Cole *et al.*, 1988). Plusieurs explications ont été avancées : d'une part, les bactéries seraient relativement moins abondantes dans les systèmes eutrophes parcequ'elles seraient sélectivement broutées par des bactérivores ; d'autre part, les biomasses bactériennes seraient plus abondantes dans les systèmes oligotrophes à cause de leur capacité d'acquérir des nutriments à faibles concentrations ambiantes (Simon *et al.*, 1992). La biomasse phytoplanctonique constitue ainsi le plus grand pool de carbone dans beaucoup de milieux eutrophes, alors que le carbone bactérien égale ou excède le carbone phytoplanctonique dans les eaux oligotrophes (Fuhrman *et al.*, 1989).

Hecky & Fee (1981) ont estimé que la biomasse bactérienne était presque égale à la biomasse phytoplanctonique au niveau de la zone photique ; elle représenterait une source de nourriture importante pour la chaîne alimentaire pélagique. Sarvala *et al.* (1999), pour leur part, estiment que la communauté bactérienne ne joue pas un rôle important dans la chaîne alimentaire.

Dans les écosystèmes marins, la production microbienne est étroitement corrélée à la production phytoplanctonique (Azam *et al.*, 1983), où elle est généralement comprise entre 10 et 50 % de la production primaire (Bell *et al.*, 1983).

Dans le lac Tanganyika, les taux de production bactérienne sont compris entre 0,1 et 4,9 mg C m⁻³ j⁻¹, avec une moyenne de 2,8 mg C m⁻³ j⁻¹ (Sarvala *et al.*, 1999).

3.2.3 Boucle microbienne

Jusqu'au début des années 80, la structure trophique des systèmes aquatiques était représentée de façon linéaire : par l'absorption de l'énergie lumineuse, le phytoplancton fixe le carbone et initie ainsi la chaîne alimentaire classique : phytoplancton, zooplancton et poissons (Lancelot, 1979). Dans cette représentation, les bactéries agissent uniquement comme minéralisateurs de la matière organique.

On sait, depuis un certain temps, que le phytoplancton libère des composés organiques (Hellebust, 1965). Suivant le concept de chaîne trophique classique, ce carbone organique dissous est perdu. Or, il apparaît que les DOC libérés par les algues peuvent supporter la croissance des bactéries (Lancelot, 1979). Plusieurs études montrent ainsi qu'une portion majeure des exudats algaux est utilisée par les bactéries et qu'une portion majeure du carbone organique présent dans les bactéries dérive de l'excrétion algale (Cole *et al.*, 1982).

Le concept de boucle microbienne apparaît donc. Il propose une nouvelle vision de la structure trophique, dans laquelle les bactéries sont toujours des minéralisateurs, mais également des producteurs de biomasse disponible pour les niveaux trophiques supérieurs. En effet, la biomasse bactérienne est consommée par des protozoaires planctoniques (protozooplancton), qui eux-mêmes peuvent entrer dans l'alimentation du métazooplancton (rotifères, copépodes).

Il ne s'agit donc plus d'une chaîne trophique, mais bien d'un réseau trophique, au sein duquel se multiplient les interactions entre les différents niveaux (*fig. 16*).

On emploiera plus volontiers le terme de chaîne trophique pour les milieux eutrophes, dans lesquels les biomasses planctoniques élevées favorisent le zooplancton.

Considéré comme système oligotrophe, le lac Tanganyika se prête particulièrement bien à la notion de réseau trophique et de boucle microbienne. Dans de tels systèmes oligotrophes, l'excrétion par le phytoplancton est souvent importante et stimule la production bactérienne. Ainsi, les quantités de DOC libérées par le phytoplancton contribuent souvent à plus de 50 % de la demande bactérienne en carbone (Petit *et al.*, 1999).

A noter que dans le lac Tanganyika, les méduses semblent également être un composant important de la structure trophique, bien que leur rôle soit encore énigmatique (Sarvala *et al.*, 1999), l'hypothèse la plus vraisemblable en faisant des consommateurs d'œufs de poissons (Dumont, *comm. pers.*).

4 Objectifs du travail

Plusieurs travaux suggèrent que le réchauffement climatique actuellement observé a pour conséquence de diminuer la productivité du lac Tanganyika (O'Reilly *et al.*, 2003 ; Verburg *et al.*, 2003 ; Plisnier, 2000).

Diverses études sur l'écologie du phytoplancton de ce grand lac africain sont ainsi entreprises pendant la période 2001-2004, dans le cadre du projet CLIMLAKE, axé sur les changements climatiques et leurs effets sur l'écologie et la pêche du lac Tanganyika. Ces études sont tenues dans deux stations équipées pour la recherche en limnologie, Kigoma (Tanzanie) et Mpulungu (Zambie), en collaboration avec les chercheurs locaux.

La production primaire du lac Tanganyika a déjà été évaluée dans des études précédentes (Hecky & Fee, 1981 ; Sarvala *et al.*, 1999), mais plusieurs incertitudes persistent, pour des raisons variées.

Un des objectifs de ce mémoire est donc d'obtenir une évaluation de la production primaire du lac Tanganyika, puisqu'elle constitue la base de la structure trophique.

Dans ce contexte, nous nous sommes particulièrement intéressés à l'évaluation de la production et de la biomasse de catégories variées de phytoplancton, en particulier celle du picoplancton (phytoplancton inférieur à 2 μm). Ce picoplancton semble être abondant et constituer une part importante de la production particulaire. Un autre objectif est donc de connaître la contribution de ce picoplancton à la production et à la biomasse planctoniques, afin d'avoir une idée de son importance dans la structure trophique du lac Tanganyika.

Des estimations des biomasses et des productions bactériennes ont également été réalisées, en vue d'établir un lien éventuel avec la production phytoplanctonique.

Parallèlement aux analyses des résultats obtenus lors de ce travail, il a également été procédé à une analyse générale des données CLIMLAKE récoltées lors de la campagne 2002, à Kigoma et Mpulungu, afin d'en dégager quelques caractéristiques intéressantes.

1 Prélèvements des échantillons

Les échantillonnages ont été réalisés chaque mardi, pendant 10 semaines, à Mpulungu, station zambienne située à l'extrémité sud du lac. Chaque semaine, un échantillon de 20 litres, représentatif de la zone photique, a été réalisé par prélèvements de 5 litres aux profondeurs de 5, 10, 20 et 30 mètres. Les prélèvements étaient effectués à l'aide de bouteille Van Dorn de 5 litres. Lors de ces échantillonnages, différents prélèvements et mesures ont été réalisés. Ils incluaient des mesures physico-chimiques, des dosages des nutriments, des incubations en bouteilles sombres afin d'estimer la production primaire, des filtrations différentielles en vue d'estimer les biomasses et les abondances relatives des différentes classes de taille algales, ainsi qu'une analyse ultérieure des pigments par HPLC, des estimations de productions et d'abondances bactériennes. Des fractionnements de la production ont également été réalisés une semaine sur deux. Les échantillonnages de l'année 2002 ont été, eux, réalisés 2 fois par mois, à Mpulungu et Kigoma (Tanzanie).

2 Analyses physico-chimiques

2.1 Alcalinité

Les mesures d'alcalinité ont été réalisées par une méthode colorimétrique : 50 ml d'eau filtrée sont titrés par de l'HCl 0,1 N, en présence d'un indicateur virant de couleur à pH 4. L'alcalinité totale, représentant essentiellement les ions HCO_3^- et CO_3^{2-} , est estimée par la quantité d'acide nécessaire pour faire virer l'indicateur coloré.

2.2 Température, pH, oxygène, conductivité

Ces différentes mesures sont réalisées simultanément lors de l'échantillonnage, par une sonde HYDROLAB DS4a.

2.3 Transparence de l'eau

La transparence de l'eau, mesurée chaque semaine au point d'échantillonnage, a été estimée de deux façons différentes. La première méthode est celle du disque de Secchi. La profondeur à partir de laquelle ce disque blanc de 20 cm de diamètre n'est plus visible correspond approximativement à 15 % de l'intensité lumineuse à la surface. Après calibration préalable entre les profondeurs du disque de Secchi et les coefficients d'extinction lumineuse calculés par une sonde LI-COR, le disque permet une bonne estimation du coefficient d'extinction lumineuse :

$$k = \frac{1,6}{p}$$

La profondeur de la zone photique peut ensuite être calculée par la formule :

$$Z_{eu} = \frac{4,6}{k}$$

La seconde méthode est celle réalisée par la mesure simultanée de l'intensité lumineuse dans l'air (I_o) et sous l'eau, à différentes profondeurs (I_z), grâce à une sonde LI-COR. Une relation linéaire peut ensuite être établie. Elle permettra de connaître de façon précise le coefficient d'extinction lumineuse k .

$$\ln\left(\frac{I_z}{I_o}\right) = k z$$

2.4 Profondeur de la zone de mélange

La profondeur de la zone de mélange a été déterminée graphiquement, grâce aux modifications rapides de la température, de la conductivité ou du pH au niveau de la thermocline (*fig. 17*), enregistrées grâce à la sonde Hydrolab.

2.5 Nutriments

L'eau destinée au dosage des nutriments était soit analysée le lendemain de l'échantillonnage, soit conservée au congélateur pour être analysée la semaine suivante.

2.5.1 Azote

L'azote dissous dans l'eau est présent sous trois formes : nitrites, nitrates et ammoniacale. Tous les dosages des différentes formes d'azote sont réalisés sur de l'eau filtrée sur un filtre en fibre de verre Macherey-Nagel GF/5.

2.5.1.1 Nitrites

Les nitrites ont été dosés à l'aide du kit Nanocolor Test 67. Cette méthode consiste en une détermination photométrique à l'aide d'acide sulfanilique et de 1-naphtylamine. La mesure de l'absorbance est réalisée dans des cellules de 40 mm, sous une longueur d'onde de 520 nm.

2.5.1.2 Nitrates

Les nitrates ont été dosés à l'aide du kit Nanocolor Test 1-63. Le procédé est similaire à celui du dosage des nitrites, après réduction des nitrates en nitrites.

2.5.1.3 Ammonium

L'ammonium réagit avec des ions hypochlorites, provenant de l'hydrolyse alcaline de dichloroisocyanurate de sodium, en présence de nitroprussiate de sodium. Le composé coloré formé est lu en absorbance (655 nm) dans des cellules de 40 mm.

2.5.2 Phosphore

2.5.2.1 Orthophosphates

Le dosage des orthophosphates se réalise sur de l'eau filtrée. Il consiste en une mesure d'absorbance à 882 nm, dans des cellules de 40 mm. La coloration bleue, mesurée par le spectrophotomètre, provient de la réduction par de l'acide ascorbique d'un complexe phosphomolybdique, lui-même formé par la réaction, en milieu acide, d'un complexe de molybdate d'ammonium avec les phosphates présents dans l'eau.

2.5.2.2 Phosphore total

Le dosage du phosphore total se réalise sur de l'eau brute (en vue d'une analyse ultérieure, l'échantillon d'eau de +/- 40 ml est préalablement fixé avec 500 µl d'H₂SO₄, et conservé au congélateur). Du persulfate de potassium et de l'acide sulfurique sont ajoutés à l'échantillon, afin d'oxyder le phosphore et de l'hydrolyser en orthophosphates. C'est sous cette forme que sera réalisé le dosage, identique donc à celui des orthophosphates.

2.5.3 Silice

La silice a été dosée à l'aide du kit Nanocolor Test 1-48. Le dosage est réalisé sur de l'eau filtrée. La méthode consiste en une détermination photométrique du bleu de molybdène obtenu par la réduction de l'acide silicomolybdique en présence de silice. L'absorbance est lue à 690 nm dans des cuvettes de 10 mm.

3 Fractionnement de la biomasse

L'estimation de la biomasse algale a été réalisée par la quantification de la chlorophylle a (pigment présent chez tous les organismes photosynthétiques). L'échantillon a été soumis à des filtrations différentielles, afin d'estimer les biomasses algales des différentes classes de taille.

3.1 Procédure de filtration

Pour différentes profondeurs (5, 10, 20 et 30 m), 5 litres d'eau ont chaque fois été prélevés et mélangés, de manière à obtenir un échantillon moyen représentatif de la zone photique. De ces 20 litres, 3 litres sont directement filtrés sur un filtre Macherey-Nagel GF/5, de manière à obtenir la biomasse phytoplanctonique totale. 10 litres de l'échantillon moyen sont ensuite passés sur un filet de 28 µm de porosité, afin d'éliminer

la fraction algale supérieure à 28 µm. De ces 10 litres, 3 sont filtrés sur un filtre M-N GF/5, afin de connaître la biomasse de la fraction inférieure à 28 µm. Les 7 litres restants sont passés sur un filet de 10 µm de porosité. 3 litres de ce filtrat sont filtrés sur GF/5; ils permettent de quantifier la biomasse algale inférieure à 10 µm. Les 4 litres restants sont tout d'abord passés sur un filtre de porosité 2 µm; le filtrat, qui sera ensuite filtré sur GF/5, représentera la fraction inférieure à 2 µm.

3.2 Procédure d'extraction

Une fois les filtrations terminées, les filtres sont transférés dans des fioles en verre de 20 ml, auxquelles 10 ml d'acétone 90 % sont ajoutés, en vue de l'extraction des pigments. Les échantillons subissent alors une première sonication de 15 minutes, avant d'être conservés au froid jusqu'au lendemain, où ils subiront une seconde sonication de 15 minutes. L'extraction terminée, deux millilitres de chaque échantillon sont prélevés, transférés dans des fioles en verre sombre, et stockés au surgélateur afin d'être ultérieurement analysés par HPLC.

3.3 Dosage de la chlorophylle *a* par fluorométrie

Une première estimation de la biomasse peut être connue grâce au dosage de la chlorophylle *a* par fluorométrie. L'absorbance d'un blanc (5 ml d'acétone 90 %) est mesurée. La concentration en chlorophylle *a* (µg l⁻¹) est obtenue par la formule :

$$\frac{(F_{éch} - F_{bl}) * 0,2868 * V_e * dilution}{V_f * 1000}$$

où :	<i>Féch</i>	fluorescence de l'échantillon
	<i>Fb</i>	fluorescence du blanc
	<i>Ve</i>	volume de l'extrait (acétone) (10 ml)
	<i>Vf</i>	volume filtré (l)

3.4 Dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes par HPLC

3.4.1 Analyse en HPLC

La seconde technique utilisée est celle du dosage des pigments chlorophylliens et caroténoïdes par HPLC. Les échantillons, constitués par les 2 millilitres d'extraits conservés à -25°C dans les fioles en verre sombre, sont refiltrés afin d'éliminer les impuretés résiduelles. Le système HPLC utilisé comprend un « Waters multisolvent

delivery system », un injecteur automatique Waters et deux détecteurs : un détecteur à barrettes de diodes Waters 996 et un fluorimètre Waters 470 (réglé pour la détection optimale des chlorophylles et dérivés). La séparation des pigments est obtenue sur un gradient ternaire de 30 min, dérivé de Wright *et al.* (1991), avec une composition de la phase mobile identique à celle utilisée par ces auteurs. La colonne est une Waters Nova-Pak C18 de 25 cm de longueur. De façon standard, le volume injecté est de 50 µl. La calibration est effectuée sur base de droites de calibration comportant 3 à 4 points, par injection de volumes croissants de solutions-standards. Celles-ci sont des pigments (chlorophylles et caroténoïdes) purifiés fournis par la firme DHI, Danemark. L'intégration est réalisée à l'aide du logiciel Millennium 2, sur des chromatogrammes extraits à 436 nm. Les pigments présents dans les échantillons sont identifiés à la fois par leur temps de rétention et par la correspondance de leur spectre d'absorption à 436 nm avec ceux de pigments connus stockés dans une librairie de spectres. Les concentrations en différents pigments sont exprimées en µg.l⁻¹, en tenant compte du volume d'eau filtrée initialement.

3.4.2 Quantification de la biomasse des différentes classes d'algues

Celle-ci est réalisée à l'aide du logiciel CHEMTAX, mis au point par Mackey *et al.* (1996), destiné à utiliser des pigments marqueurs des classes d'algues présentes dans le plancton pour quantifier leur biomasse. Ce programme réalise une analyse factorielle qui minimise $[S - C_0F_0]$, où S représente la matrice des concentrations en pigments marqueurs (données provenant de l'analyse en HPLC), C_0 la matrice d'abondance des classes d'algues en équivalents-chlorophylle *a*, et F_0 la matrice initiale des rapports pigments marqueurs : chlorophylle *a* (données de la littérature) (Tab. IV). La méthode demande idéalement deux pigments en plus de la chlorophylle *a* pour chaque classe d'algue. Elle permet d'utiliser des marqueurs partagés par plusieurs classes (comme par exemple la zéaxanthine chez les cyanobactéries et les chlorophytes), en plus des marqueurs spécifiques (la lutéine chez les chlorophytes). Le programme est rédigé dans le langage MATLAB et est installé sur PC.

4 Composition élémentaire

L'étude de la composition élémentaire se réalise en filtrant trois litres d'eau sur des filtres Macherey-Nagel GF/5, préalablement passés au four pendant une heure à 550 °C, afin d'éliminer les impuretés organiques éventuelles. Après filtration, les filtres sont séchés et congelés en vue de leur analyse future.

4.1 Mesure du carbone et de l'azote particulaires

L'estimation de la composition en carbone et en azote a été réalisée à l'aide d'un analyseur CARLO ERBA NA 1500. Avant l'analyse de échantillons, l'appareil est calibré à l'aide de quantités connues d'acétanilide (400-4000 µg) placée dans des cupules en étain, et de cupules en étain vides (blancs). Pour chaque échantillon, une portion

connue du filtre est prélevée et placée dans une cupule en étain. Les échantillons sont oxydés complètement à une température de 1020 °C. Cette combustion libère du CO₂ et un mélange NO-NO₂. Ces oxydes d'azote vont être réduites en N₂ dans une colonne de réduction. Les gaz obtenus sont séparés par chromatographie en phase gazeuse, et détectés par conductivité thermique.

4.2 Mesure du phosphore particulaire

Une portion connue du filtre est remise en suspension dans 2 ml d'eau distillée, et hydrolysée au persulfate. Après le passage en autoclave (30 minutes à 120 °C) pour obtenir l'hydrolyse complète, on ajoute du molybdate d'ammonium qui va réagir avec les orthophosphates. La réaction aboutit à un composé de couleur bleue qui permet le dosage du phosphore particulaire par colorimétrie.

5 Production primaire

5.1 Méthode utilisée

L'estimation de la production primaire phytoplanctonique a été réalisée grâce à la méthode traditionnelle de l'incubation au carbone radioactif (Steeman Nielsen, *in* Vollenweider, 1974) en bouteilles claires et sombres.

Chaque semaine, 9 bouteilles, correspondant à des intensités lumineuses relatives différentes (soit 73, 55, 34, 31, 24, 19, 11, 4 et 0 %) ont été remplies avec 250 ml d'eau provenant des 20 litres de l'échantillon moyen de la zone photique. La bouteille correspondant à 0 % d'intensité lumineuse est utilisée pour mesurer l'assimilation hétérotrophe du carbone inorganique. 500 µCi de NaH¹⁴CO₃ sont ensuite répartis de façon égale dans chaque bouteille. L'ensemble est alors soumis à une incubation de 2 à 3 heures, juste sous la surface de l'eau. Pendant toute la durée de l'incubation, l'intensité lumineuse moyenne est mesurée grâce à une sonde LI-COR. Après 2 à 3 heures, l'incubation est stoppée par ajout de 2 ml de formol 4 % neutralisé. Trois témoins de 250 µl sont alors prélevés de façon aléatoire, et transférés dans des fioles à scintillation, auxquelles sont ajoutés 250 µl de phényléthylamine. Ces trois témoins serviront à mesurer la radioactivité introduite dans chaque bouteille. Le contenu de chaque bouteille est filtré sur filtre Macherey-Nagel GF/5. Les filtres sont alors rincés à l'HCl 0,1 N, afin d'éliminer toute trace de carbone inorganique non-assimilé. Ils sont ensuite stockés dans des fioles à scintillation (dans laquelle sont ajoutés 250 µl d'HgCl₂ en vue d'inhiber une éventuelle activité bactérienne) et congelés en vue de leur analyse en Belgique, où leur activité est mesurée au compteur à scintillation Beckman LS 6000 SC après l'ajout de 5 ml de liquide scintillant 'Lumasafe plus'.

5.2 Calcul de l'incorporation de carbone

On estime que l'assimilation par les algues du carbone inorganique marqué est la même que celle du carbone inorganique non-marqué ce qui peut s'écrire de la façon :

$$\frac{{}^{14}\text{C}_{\text{assimilé}}}{{}^{14}\text{C}_{\text{total}}} = \frac{{}^{12}\text{C}_{\text{assimilé}}}{{}^{12}\text{C}_{\text{total}}}$$

On peut donc en déduire :

$${}^{12}\text{C}_{\text{assimil}} = \frac{{}^{14}\text{C}_{\text{assimilé}}}{{}^{14}\text{C}_{\text{total}}} * {}^{12}\text{C}_{\text{total}}$$

On peut donc, à partir des différentes activités mesurées, calculer la concentration en carbone assimilé par litre et par heure grâce à la formule :

$$\text{C}_{\text{assimil}} = \frac{A_f - B}{A_i * V} * {}^{12}\text{C} * 1,06 * \frac{1}{t}$$

où :	A_f	activité du filtre correspondant à l'échantillon (dpm)
	B	activité du filtre correspondant à la bouteille sombre (dpm)
	A_i	moyenne de l'activité des témoins (dpm ml ⁻¹)
	V	volume de l'échantillon filtré (ml)
	${}^{12}\text{C}$	carbone inorganique total assimilable (mg l ⁻¹)
	$1,06$	correction pour la discrimination isotopique
	t	temps (h)

Rem : Le C inorganique total est calculé à partir des mesures de pH, de température et d'alcalinité

5.3 Calcul de la production primaire

Pour le calcul de la production primaire, les paramètres P_{max} et I_k ont été ajustés aux points expérimentaux à partir de l'équation de Smith (1936) au moyen du programme informatique Statistica.

$$P_{(z,t)} = P_{\text{max}} * \frac{\frac{I_{(z,t)}}{I_k}}{\sqrt{1 + \left(\frac{I_{(z,t)}}{I_k}\right)^2}}$$

où :	$P(z,t)$	taux de photosynthèse à la profondeur z au temps t ($\mu\text{g C } \mu\text{g Chl a}^{-1} \text{ h}^{-1}$)
	$I(z,t)$	PAR à la profondeur z , au temps t ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
	P_{\max}	activité photosynthétique à saturation par la lumière ($\mu\text{g C } \mu\text{g Chl a}^{-1} \text{ h}^{-1}$)
	I_k	intensité lumineuse au seuil de saturation ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

5.4 Calcul de la production brute journalière (PBJ)

5.4.1 Intégration complète

La production journalière brute (PBJ) sur la colonne d'eau sur la colonne d'eau a été estimée à partir des variations journalières d'éclairement.

$$PBJ = \int_0^d \int_r^s 2 * P_{\max} * \frac{\frac{I(z,t)}{2I_k}}{1 + \left(\frac{I(z,t)}{2I_k}\right)^2} dt dz$$

où :	d	profondeur de la colonne d'eau
	$r \text{ et } s$	heures de lever et de coucher du soleil

5.4.2 Calcul simplifié (Talling, in Kirk, 1983)

$$PBJ = \frac{P_{\max} * Chl a}{k} * \ln\left(2 \frac{I_o}{I_k}\right) * \Delta t * 0,9$$

Où :	I_o	intensité lumineuse moyenne sur la journée ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
	Δt	durée d'éclairement au cours d'une journée (12h dans le cas présent)
	P_{\max}	activité photosynthétique au seuil de saturation ($\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
	$Chl a$	biomasse planctonique ($\mu\text{g l}^{-1}$)
	k	coefficient d'extinction verticale de la lumière dans la colonne d'eau (m^{-1})

6 Excrétion algale et fractionnement de la production

6.1 Méthode utilisée

L'estimation de l'excrétion de carbone organique dissous par le phytoplancton a été réalisée selon un protocole dérivé de Larsson and Hagström (1979). Une semaine sur deux, 750 ml d'eau du lac, constituant un échantillon moyen de la zone photique (5, 10, 20 et 30 mètres), ont été inoculés avec 1000 μCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, et incubés pendant 6 heures à proximité de la station, à 5 mètres de profondeur, sous le seuil de saturation (50-70 % I_0). Immédiatement après l'ajout de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, 30 ml sont prélevés, passés sur filtre Millex, et transvasés dans un flacon, auquel sont ajoutés 100 μl d' HgCl_2 . Cet échantillon, nommé T0, permettra de connaître la radioactivité incorporée au temps initial.

6.1.1 Production particulaire et dissoute

A la fin de l'incubation, 3 échantillons de 100 ml sont prélevés. Ils vont servir à l'estimation de la production dissoute. Les 400 ml restants, servant au fractionnement de la production, sont fixés avec 4 ml de formol 4 %, en attendant leur filtration. Les trois échantillons de 100 ml sont tout d'abord filtrés sur filtre millipore 2 μm . La radioactivité récupérée sur ce filtre correspond à la production particulaire du phytoplancton. Le filtrat est ensuite passé sur un filtre 0,2 μm , qui permet d'estimer la production du picophytoplancton ainsi que la réassimilation bactérienne. Trois réplicats de 25 ml du filtrat sont récupérés, auxquels 100 μl d' HgCl_2 2 % sont ajoutés. Après élimination du carbone inorganique non assimilé (traitement à l'acide et bullage), ils permettront d'estimer la quantité de carbone organique résiduel, excrété par le phytoplancton et non assimilé par les bactéries.

6.1.2 Fractionnement de la production

Les 400 ml restants subissent une filtration différentielle. Trois témoins de 250 μl sont préalablement prélevés, transférés dans des fioles à scintillation, auxquelles sont ajoutés 250 μl de phényléthylamine. Ces trois témoins serviront à mesurer la radioactivité introduite dans le milieu d'incubation. 100 ml sont filtrés sur un filtre 0,2 μm , qui permettra de connaître la production totale. Les autres 300 ml sont filtrés sur un filet de 28 μm de porosité, en vue d'éliminer la fraction supérieure à 28 μm . 100 ml sont alors filtrés sur un filtre 0,2 μm . La radioactivité retenue correspondra à la production de la fraction inférieure à 28 μm . Les 200 ml restant sont filtrés sur un filet de 10 μm de porosité, afin de ne conserver que la fraction inférieure à 10 μm . 100 ml vont être filtrés sur un filtre 0,2 μm , et serviront à l'estimation de la production de la fraction inférieure à 10 μm . Les derniers 100 ml sont préalablement passés sur un filtre de 2 μm , permettant de connaître la production de la fraction comprise entre 2 μm et 10 μm . Le filtrat est

récupéré et directement filtré sur un filtre de 0,2 µm, qui permettra de connaître la production de la fraction inférieure à 2 µm (production du phytoplancton et réassimilation bactérienne). Tous les filtres sont préalablement rincés à l'HCl 0,1 N avant d'être transférés dans des fioles à scintillation, auxquelles sont ajoutés 250 µl d'HgCl₂ 4 %. Les fioles sont ensuite stockées au congélateur en vue de leur analyse ultérieure en Belgique. 15 ml de l'échantillon T0 et 15 ml de filtrat de chacun des réplicats sont transférés dans 4 flacons de 30 ml. 200 µl d'HCl 2 N sont ajoutés, et l'ensemble est soumis à un "bullage" de 90 minutes, afin d'éliminer le carbone inorganique radioactif. A la fin de l'opération, les échantillons sont congelés en vue de leur analyse future.

6.2 Calcul des résultats

L'activité des différents filtres est mesurée au compteur à scintillation Beckman LS 6000 SC après l'ajout de 5 ml de liquide scintillant 'Lumasafe plus'. Pour les échantillons liquides, 8 ml de chaque échantillon ont été transférés dans des fioles à scintillation en verre, où 12 ml de 'Lumasafe plus' ont été ajoutés avant la lecture au compteur. Les valeurs de fixation de carbone, estimées par les activités des différents filtres, ont été calculées de la même façon que pour les productions primaires.

6.2.1 Production particulière

La production de carbone particulière par le phytoplancton est obtenue par le filtre de 2 µm utilisé lors des expériences de productions dissoutes. La connaissance des activités en début et en fin d'incubation permet de construire un graphe de l'évolution de la fixation de carbone au cours du temps. Une droite de régression peut être tracée; elle sera du type

$$y = a x + b$$

où le coefficient *a* représente la production particulière.

6.2.2 Production du picophytoplancton et réassimilation bactérienne

L'activité du filtre de 0,2 µm utilisé lors des expériences de productions dissoutes représente l'ensemble 'production du picoplancton – réassimilation bactérienne'. Un graphe de l'évolution de la fixation de carbone au cours du temps peut de nouveau être tracé. Le coefficient *a*, pente de la droite de régression, représentera l'activité de tout plancton (phytoplancton et bactérioplancton) dont la taille est inférieure à 2 µm.

6.2.3 Carbone organique résiduel

La concentration en carbone organique résiduel est déterminée à partir filtrats récupérés après les filtrations des triplicats et soumis au 'bullage'. Cette concentration se calcule selon la même formule utilisée pour les filtres.

6.2.4 Fractionnement de la production

L'estimation de la contribution des différentes classes de tailles algales à la production primaire peut être connue par l'analyse des activités retenues lors des filtrations différentielles.

Quatre filtres ont été utilisés ; ils permettent de connaître respectivement:

- la production totale
- la production de la fraction inférieure à 28 μm
- la production de la fraction inférieure à 10 μm
- la production de la fraction inférieure à 2 μm et la réassimilation bactérienne

La contribution des différentes classes de taille se calcule comme suit :

$$F > 28\mu\text{m} = F_{TOT} - F < 28\mu\text{m}$$

$$10\mu\text{m} < F < 28\mu\text{m} = F < 28\mu\text{m} - F < 10\mu\text{m}$$

$$2\mu\text{m} < F < 10\mu\text{m} = F < 10\mu\text{m} - F < 2\mu\text{m}$$

$$F < 2\mu\text{m} = F < 2\mu\text{m}$$

7 Abondances bactériennes

7.1 Prélèvement et conservation des échantillons

Pour la détermination des biomasses bactériennes, 20 ml d'eau, provenant de l'échantillon moyen de la zone photique, ont été chaque semaine récoltés dans des flacons de 30 ml, auxquels ont été ajoutés 2 ml de formol 35 %. Les flacons ont ensuite été stockés au réfrigérateur en attendant leur analyse en Belgique.

7.2 Analyse des échantillons

De retour en Belgique, les échantillons ont été analysés par microscopie à épifluorescence afin d'estimer les différentes classes de tailles bactériennes et leur biovolume (Arnaud Ghilain, mémoire 2003).

8 Productions bactériennes

8.1 Méthode utilisée

L'estimation de la production bactérienne peut être réalisée par la quantification des taux d'incorporation de ^3H -Thymidine dans l'ADN (Fuhrman & Azam, 1980). La synthèse de l'ADN est en effet directement proportionnel au taux de division cellulaire des bactéries. Chaque semaine, 4 flacons de 30 ml ont chacun été remplis avec 20 ml d'eau, provenant de l'échantillon moyen de la zone photique. 100 μl , 200 μl , 400 μl et 800 μl de ^3H -Thymidine ont ensuite été ajoutés dans chaque flacon respectivement. Les flacons ont été mis en incubation à l'obscurité, à une température de 27 °C (température *in situ*) pendant 2 heures. A la fin de l'incubation, 10 ml de TCA 15 % ont été ajoutés à chaque flacon, et ceux-ci ont été placés au réfrigérateur pendant 15 minutes. Le contenu de chaque flacon a ensuite été filtré sur un filtre de 0,2 μm . La filtration terminée, les filtres ont été rincés trois fois avec une solution de TCA 5 %, transférés dans des fioles à scintillation et stockés au congélateur en attendant leur analyse en Belgique.

8.2 Calcul de l'incorporation de ^3H -Thymidine

La radioactivité incorporée et donc récoltée sur le filtre 0.2 μm en nitrate ou acétate de cellulose, est mesurée par scintillation liquide (scintillateur Packard Tri-Carb) en présence de 10 ml de "Filter Count" (Lumasafe Plus). La vitesse d'incorporation (v) de la thymidine est calculée par la relation suivante:

$$v_{(nmol.L^{-1}.h^{-1})} = \frac{DPM_{inc}}{DPM_{aj}} \cdot nmol_{aj} \cdot t^{-1} \cdot \left(\frac{1000}{V} \right)$$

où :	DPM_{inc}	radioactivité incorporée dans la fraction insoluble au TCA froid (dpm)
	DPM_{aj}	radioactivité ajoutée à l'échantillon sous forme de ^3H -Thymidine (dpm)
	$nmol_{aj}$	quantité totale de ^3H -Thymidine ajoutée (nmol)
	t	temps d'incubation (h)
	V	volume d'échantillon incubé en présence de ^3H -Thymidine (ml)

8.3 Calcul des productions bactériennes

Afin de convertir les mesures de taux d'incorporation de ^3H -Thymidine en production cellulaire (nombre de cellules produites $\text{l}^{-1} \text{h}^{-1}$), il est nécessaire d'utiliser un facteur de conversion (cellules produites par mole de thymidine incorporée dans la fraction insoluble au TCA froid). Ce facteur de conversion a été déterminé dans les mêmes conditions expérimentales que celles utilisées dans le travail sur les eaux de la Haute Meuse belge (Servais, *in* Pirlot, *comm. pers.*), il est de $0.5 \cdot 10^{18}$ cellules par mole de thymidine incorporée (Pirlot, *comm. pers.*). Cette valeur se situe dans la gamme des facteurs de conversion qui peuvent être calculés sur des bases théoriques ($0.3 \cdot 10^{18}$ à $0.6 \cdot 10^{18}$ cellules/mole thymidine incorporée) (Servais, *in* Pirlot, *comm. pers.*). La production bactérienne exprimée en $\mu\text{g C}$ de biomasse produite par litre et par heure, peut être calculée à partir de la production cellulaire en multipliant cette dernière par le contenu moyen en carbone des cellules bactériennes (estimé au cours des comptages en épifluorescence).

1 Analyses physico-chimiques

1.1 Température

Les résultats de la campagne CLIMLAKE 2002 ont été analysés afin de mettre en évidence des différences éventuelles entre les stations de Kigoma (bassin nord) et Mpulungu (bassin sud). Une distinction a également été faite entre les périodes de mai à septembre (saison sèche) et d'octobre à avril (saison humide).

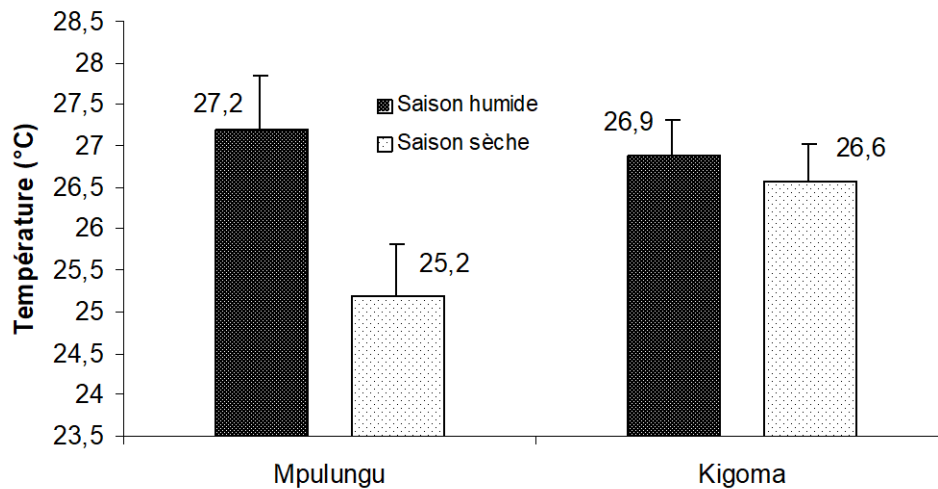


Fig. 18 : Température moyenne avec écarts-types des eaux de surface (0 à 20 mètres) du Lac Tanganyika, aux deux stations de mesure du projet CLIMLAKE, en 2002

Une analyse ANOVA indique qu'il existe bien une différence significative ($p < 0,05$) entre les températures moyennes des eaux de surface en saison sèche et saison humide. Par contre, une différence due à la situation géographique (bassin nord ou bassin sud) n'a pas été observée (fig. 18).

La température, qui varie en fonction de la profondeur, va conditionner la stratification de la colonne d'eau. Une différence s'observe ainsi entre saison sèche et humide : la thermocline, correspondant à la zone où la température diminue rapidement, est plus profonde en saison sèche (fig. 19a ; 19b).

Les variations de la profondeur de la zone de m lange (cf. *mat riel et m thode pour son estimation*) sur un cycle annuel montrent d'ailleurs clairement que celle-ci augmente au cours de la saison s che (entre mi et septembre), pour les deux stations (fig. 20).

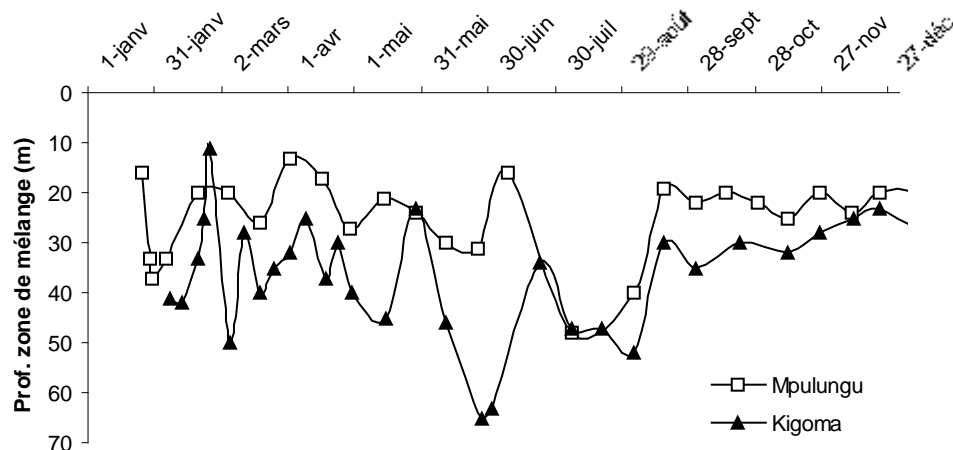


Fig. 20 : Evolution de la profondeur de la zone de m lange du Lac Tanganyika, aux deux stations de mesure du projet CLIMLAKE, en 2002

Au cours de la saison des pluies 2003 (fin f vrier   fin avril), la zone de m lange   Mpulungu atteignait une profondeur comprise entre 10 et 21 m tres (fig. 21), avec une moyenne de 16 m tres. Bien qu'assez faible, ces profondeurs ne paraissent pas aberrantes compar es   celles obtenues pour la m me p riode en 2002, o  la moyenne  tait de 20,5 m tres.

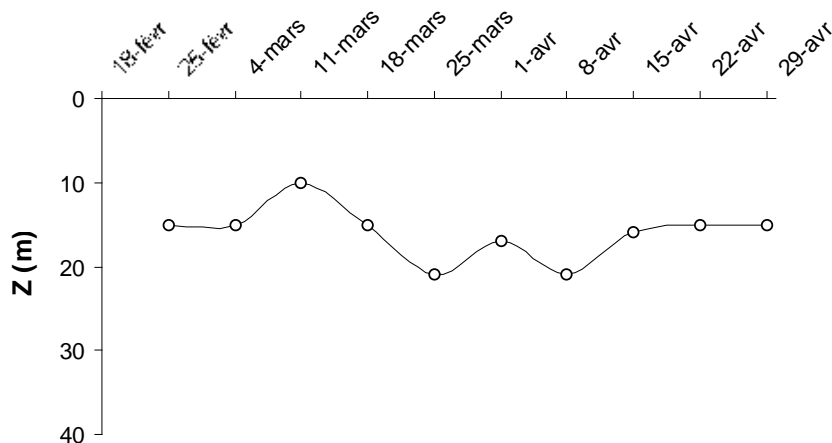


Fig. 21 : Evolution de la profondeur de la zone de m lange au Lac Tanganyika, station de Mpulungu, durant la saison des pluies 2003

1.2 Transparence de l'eau et zone photique

La profondeur de la zone photique (fig. 22) a  t  estim e gr ce au disque de Secchi (cf. *mat riel et m thodes*).

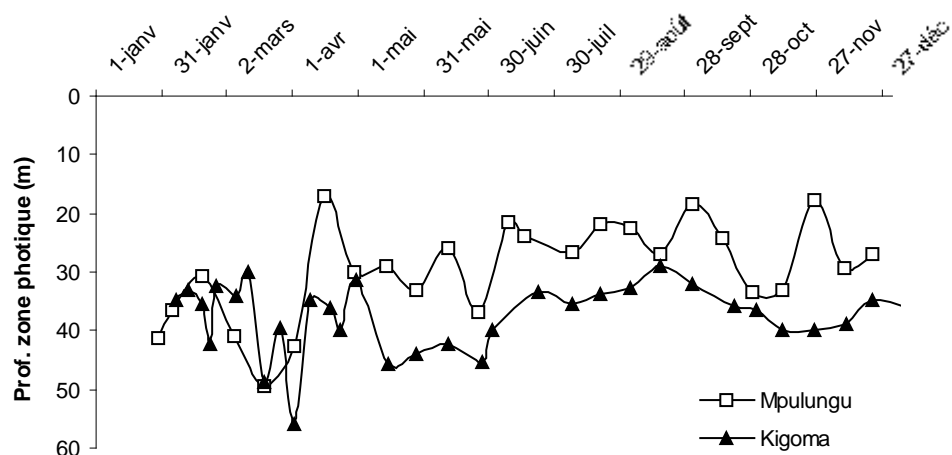


Fig. 22 : Evolution de la profondeur de la zone photique au Lac Tanganyika, aux deux stations de mesure du projet CLIMLAKE, en 2002

On le sait, la croissance algale est largement d pendante de l'intensit  lumineuse dans la colonne d'eau. On d finit ainsi la zone photique, o  zone dans laquelle la production nette est th oriquement possible. Par convention, la limite inf rieure de la zone photique est la profondeur   laquelle l'intensit  lumineuse est de 1 % de celle existant   la surface (I_0). Au cours de l'ann e, la profondeur de la zone de m lange peut exc der celle de la zone photique, provoquant ainsi une production nette n gative, lorsque les algues sont entra n es au del  de cette derni re. Plus g n ralement, on aura une diminution de la croissance phytoplanctonique, puisque l'intensit  lumineuse moyenne dans la colonne d'eau sera moindre.

Il est donc int ressant d'observer l' volution temporelle du rapport entre la profondeur de la zone de m lange et celle de la zone photique ($Z_m : Z_{eu}$), qui indiquera une possibilit  de limitation par la lumi re lorsqu'il est sup rieur   l'unit . Une diminution de la disponibilit  en lumi re dans la colonne d'eau entra ne habituellement une acclimatation de la part des algues, voire une modification des communaut s en faveur d'esp ces sciaphiles.

Sans tenir compte des variations ponctuelles, on remarque que c'est la p riode de mai   septembre (fig. 23a ; 23b) qui est la plus susceptible de montrer une forte diminution de la quantit  de lumi re dans la colonne d'eau, vu la forte augmentation de la profondeur de la zone de m lange.

Lors de la saison des pluies 2003 à Mpulungu, la forte transparence de l'eau (la profondeur moyenne de la zone photique était de 37 mètres) et la faible profondeur de la zone de mélange (16 mètres en moyenne) ont permis d'obtenir de très faibles rapports $Z_m : Z_{eu}$.

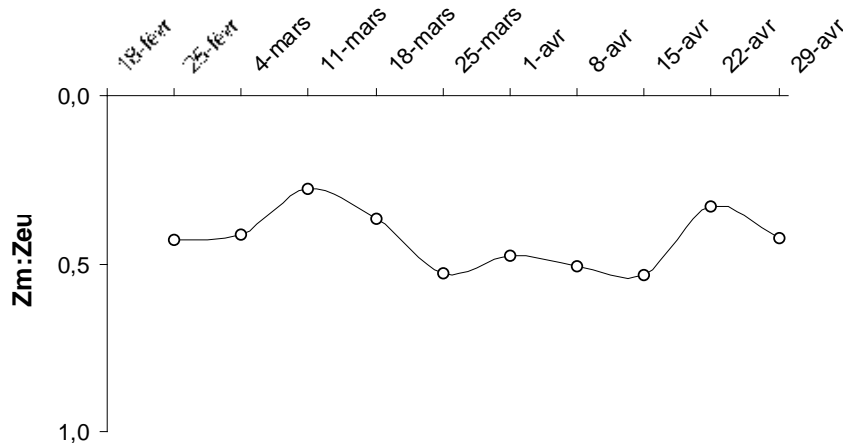


Fig. 24 : Evolution du rapport $Z_m : Z_{eu}$ au Lac Tanganyika, station de Mpulungu, durant la saison des pluies 2003

La profondeur de la zone photique ayant toujours été supérieure à celle de la zone de mélange, ce rapport n'a jamais atteint l'unité (valeurs comprises entre 0,28 et 0,53), et est resté relativement constant au cours de la période d'étude (0,43 en moyenne) (fig. 24).

De telles conditions sont typiquement favorables à la dominance par des espèces algales photophiles dans le phytoplancton.

1.3 Oxygène dissous

En surface (jusqu'à 20 mètres de profondeur), les concentrations moyennes mesurées au cours de l'année 2002 étaient de 7,48 et 6,18 mg l⁻¹ pour Mpulungu et Kigoma. A noter que la valeur plus basse à Kigoma résulte d'une défaillance de l'appareillage (mauvaise calibration), et ne signifie pas qu'il existe une différence entre les stations de Kigoma et Mpulungu.

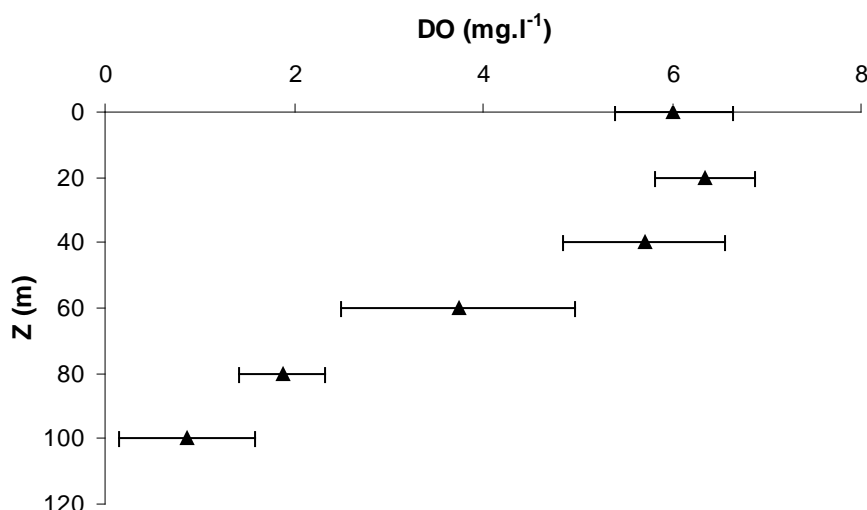


Fig. 25 : Concentration moyenne en oxygène dissous au Lac Tanganyika, station de Kigoma, durant l'année 2002

Les concentrations maximales en oxygène dissous ne sont pas atteintes directement sous la surface, mais généralement aux alentours de 20 mètres (*fig. 25*). Elles diminuent ensuite régulièrement avec la profondeur. Cette concentration maximale en oxygène aux alentours de 20 mètres est à mettre en rapport avec les activités biologiques, et notamment la présence plus importante de plancton à cette profondeur (*cf. fig. 28a ; 28b*).

1.4 pH et alcalinité

Les mesures effectuées au cours de l'année 2002 indiquent une alcalinité élevée. On obtient ainsi des valeurs moyenne de 321 et 324 mg l⁻¹ de CaCO₃, pour Kigoma et Mpulungu), ainsi qu'un pH fortement alcalin (8,8 à Mpulungu ; la valeur moyenne de 9,74 calculée pour Kigoma ayant été rejetée pour cause de défectuosité de la sonde pH).

La sonde ayant également montré une défectuosité à Mpulungu au cours de la campagne 2003, nous ne disposons pas des données pH pour la période d'étude.

1.5 Nutriments

Une moyenne annuelle de la concentration en nutriments a tout d'abord été calculée pour chaque station, sur base des analyses effectuées en 2002, afin d'en montrer l'évolution en fonction de la profondeur. Les écarts-types indiquent qu'il n'y a pas de différences significatives entre les deux stations.

D'une manière générale, tous nutriments confondus, la concentration est faible et constante dans les 20 à 40 premiers mètres, et augmente ensuite régulièrement avec la profondeur (*fig. 26a ; 26b ; 26c*). L'azote sous forme de nitrites est à la limite de détection quelque soit la profondeur.

Les concentrations en phosphore sous forme de phosphates sont ainsi presque nulles en surface à Mpulungu ($4 \mu\text{g l}^{-1}$) et atteignent près de huit fois cette valeur à 100 mètres de profondeur ($33 \mu\text{g l}^{-1}$). Les concentrations à Kigoma sont un peu plus élevées (10 et $52 \mu\text{g l}^{-1}$, en surface et à 100 mètres), mais ne traduisent pas une différence significative entre nord et sud.

Concernant l'azote sous forme de nitrates, les concentrations mesurées à 100 mètres de profondeur sont trois fois plus importantes qu'en surface (25 et $33 \mu\text{g l}^{-1}$ en surface, 73 et $90 \mu\text{g l}^{-1}$ à 100 mètres, pour Mpulungu et Kigoma respectivement). La concentration d'azote sous forme d'ammonium est relativement constante dans les 100 premiers mètres, et est d'environ $14 \mu\text{g l}^{-1}$ (station de Mpulungu).

Les concentrations en silice sont semblables au nord comme au sud : on obtient respectivement des valeurs moyennes de 890 et $930 \mu\text{g l}^{-1}$ en surface, et de 1470 et $1320 \mu\text{g l}^{-1}$ à 100 mètres de profondeur.

Les faibles concentrations rencontrées dans les couches supérieures du lac doivent être le résultat de l'activité du phytoplancton, dont la majorité de la biomasse se situe dans les 40 premiers mètres, et qui prélève dans le milieu les nutriments nécessaires à sa croissance. L'augmentation de la concentration en nutriments au delà de 40 mètres va de pair avec une diminution de la biomasse algale.

D'une façon générale, on observe que les plus fortes augmentations de concentration en nutriments se produisent pendant la saison sèche, où la profondeur de la zone de mélange augmente de façon importante par rapport à la saison humide (*fig. 27a ; 27b ; 27c*).

2 Biomasse phytoplanctonique

2.1 Biomasse totale

L'examen des biomasses algales en fonction de la profondeur indique que les concentrations en chlorophylle a ne sont pas homogènes dans la colonne d'eau (*fig. 28a ; 28b*). Les valeurs maximales ne se rencontrent généralement pas directement sous la surface, mais aux alentours de 20 mètres, tant pour le bassin nord que pour le bassin sud. Les biomasses algales diminuent ensuite avec la profondeur.

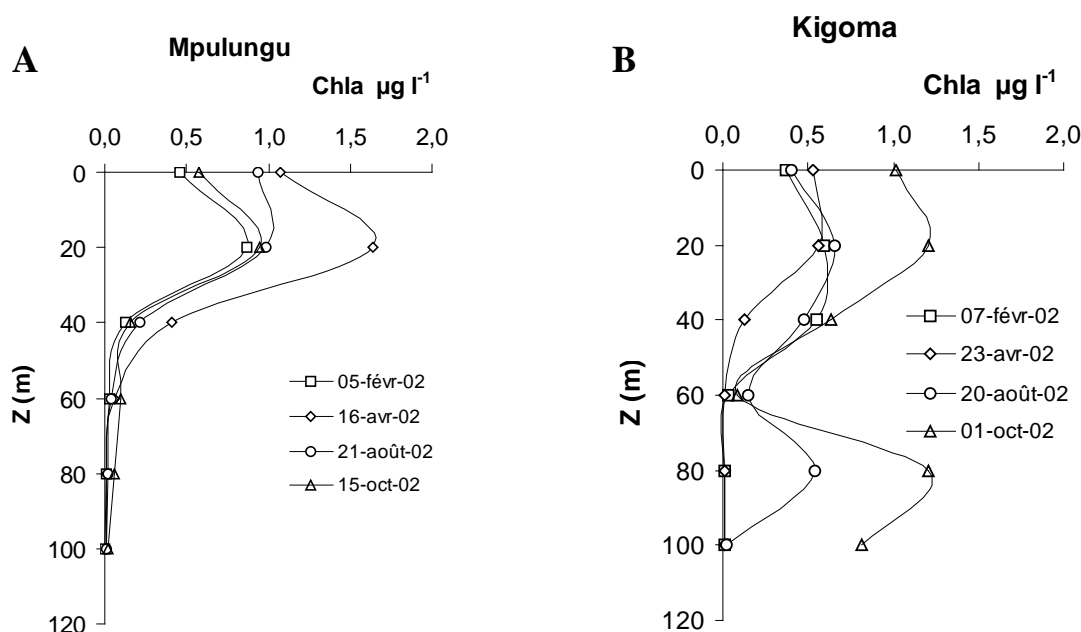


Fig. 28a ; 28b : Distribution verticale de la chlorophylle a au Lac Tanganyika, aux deux stations de mesure du projet CLIMLAKE, en 2002

Plus de 90 % de la biomasse est localisée dans les 40 premiers mètres. Les valeurs mesurées aux plus grandes profondeurs sont sans doute le résultat d'algues en cours de sédimentation dont la chlorophylle a n'est pas encore totalement dégradée. Toutefois, elles peuvent également traduire un épisode de mélange, au cours duquel les algues sont entraînées à des profondeurs plus importantes.

On peut ainsi mettre en évidence une différence entre saison humide et saison sèche : en période humide, où une bonne stratification est établie, la chlorophylle a est détectée jusqu'à une profondeur maximale de 40 mètres (*fig. 29a*). Par contre, en saison sèche, lorsque la profondeur de la zone de mélange est plus importante, la détection de la chlorophylle a peut se faire à des profondeurs beaucoup plus importantes (60, voire 80 mètres) (*fig. 29b*).

Les concentrations moyennes de chlorophylle a int gr es sur la profondeur de la zone de m lange, et exprim es en $\text{mg chl } a \text{ m}^{-2}$, montrent que les plus fortes augmentations de la biomasse algale se produisent en fin de saison s che (*fig. 30*).

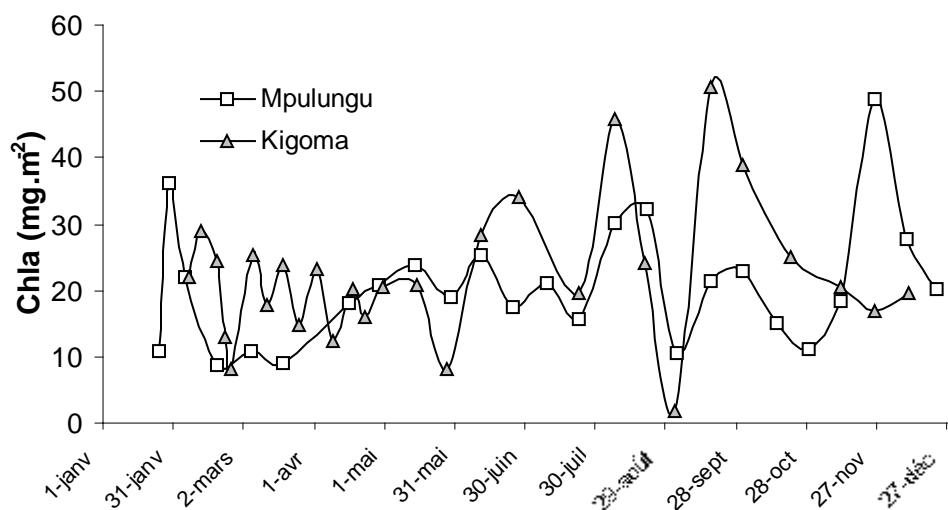


Fig. 30 : Evolution de la concentration moyenne de chl a, int gr e sur la zone de m lange du Lac Tanganyika, aux deux stations de mesure du projet CLIMLAKE, en 2002

Les concentrations moyennes en chlorophylle a int gr es sur la zone de m lange sont d'environ $20 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$, mais peuvent atteindre des valeurs proches de $50 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$.

Lors de notre  tude pendant la saison des pluies 2003   Mpulungu, les biomasses algales  taient comprises entre $0,46$ et $1,32 \mu\text{g chl } a \text{ l}^{-1}$, avec une moyenne de $0,75 \mu\text{g chl } a \text{ l}^{-1}$ (soit en moyenne $13 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$, lorsque les biomasses sont int gr es sur la profondeur de la zone de m lange).

2.2 Biomasse fractionnée

Rappelons que lors de l'étude menée à Mpulungu pendant la saison des pluies 2003, un fractionnement de la biomasse a été effectué afin d'évaluer la contribution des différentes classes de taille algale.

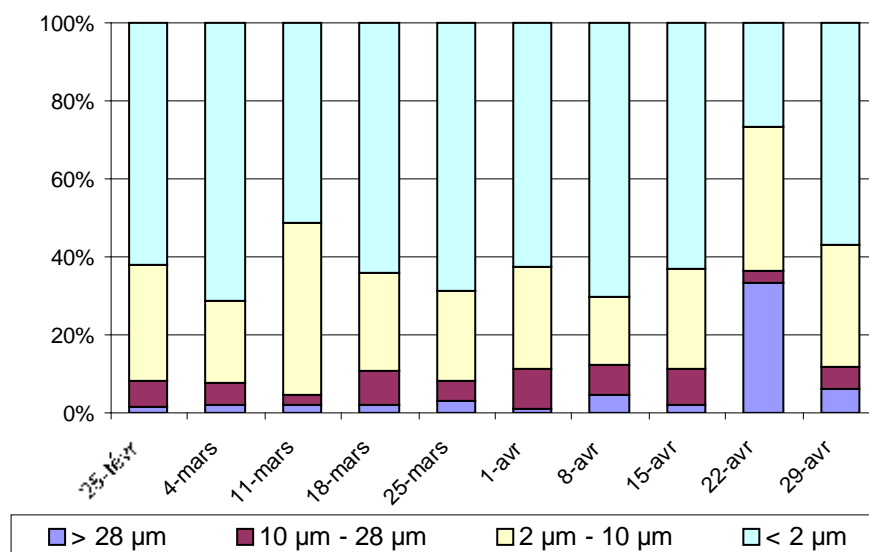


Fig. 31 : Fractionnement de la biomasse algale du Lac Tanganyika, station de Mpulungu, durant la saison des pluies 2003

Les résultats de ces expériences montrent que la biomasse est majoritairement composée de picoplancton (fraction inférieure à 2 µm). La seconde fraction en ordre d'importance est celle comprise entre 2 et 10 µm (fig. 31).

Relativement constante au cours du temps, la contribution de ces deux fractions inférieures à 10 µm se modifie fortement le 22 avril ; on note à cette date une contribution de plus de 35 % de la fraction supérieure à 28 µm, alors qu'elle oscille généralement entre 1 et 8 %.

Cette augmentation de la fraction la plus grosse est confirmée par les résultats HPLC, qui révèlent la présence importante de diatomées dans l'échantillon total (cf. 2.3).

A elle seule, la fraction inférieure à 10 μm intervient en moyenne pour près de 90 % de la biomasse phytoplanctonique totale ; le picoplancton représentant lui près de 60 % de cette biomasse (fig. 32).

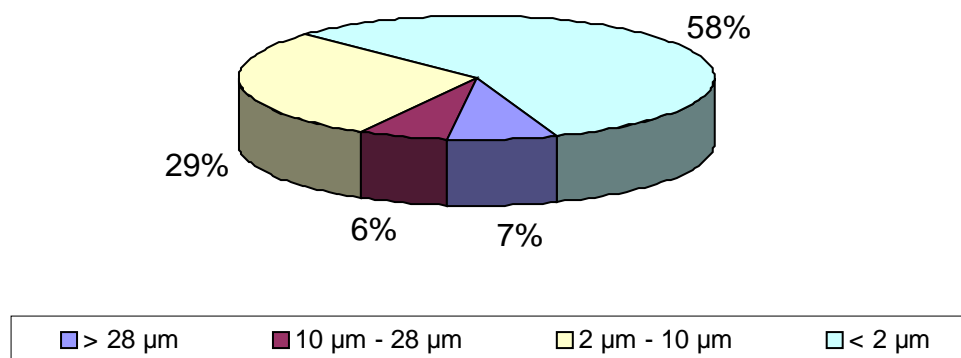


Fig. 32 : Contribution moyenne des différentes classes de taille à la biomasse algale du Lac Tanganyika, station de Mpulungu, durant la saison des pluies 2003

Placé dans des conditions relativement oligotrophes comme celles observées dans le lac Tanganyika, le plancton de taille réduite possède une plus grande affinité envers les nutriments, comparé au plancton de taille plus importante. Cela lui permet de maintenir des taux élevés d'incorporation de nutriments, même lorsque ceux-ci sont présents en concentrations très faibles. Des études menées en milieu marin montrent effectivement que le picoplancton atteint ses biomasses les plus élevées dans les systèmes chauds et pauvres en nutriments (Donald *et al.*, in Agawin *et al.*, 2000).

2.3 Composition phytoplanctonique

L'analyse HPLC permet la quantification des pigments autres que la chlorophylle a, et donc la d termination des diff rentes classes d'algues pr sentes dans la colonne d'eau.

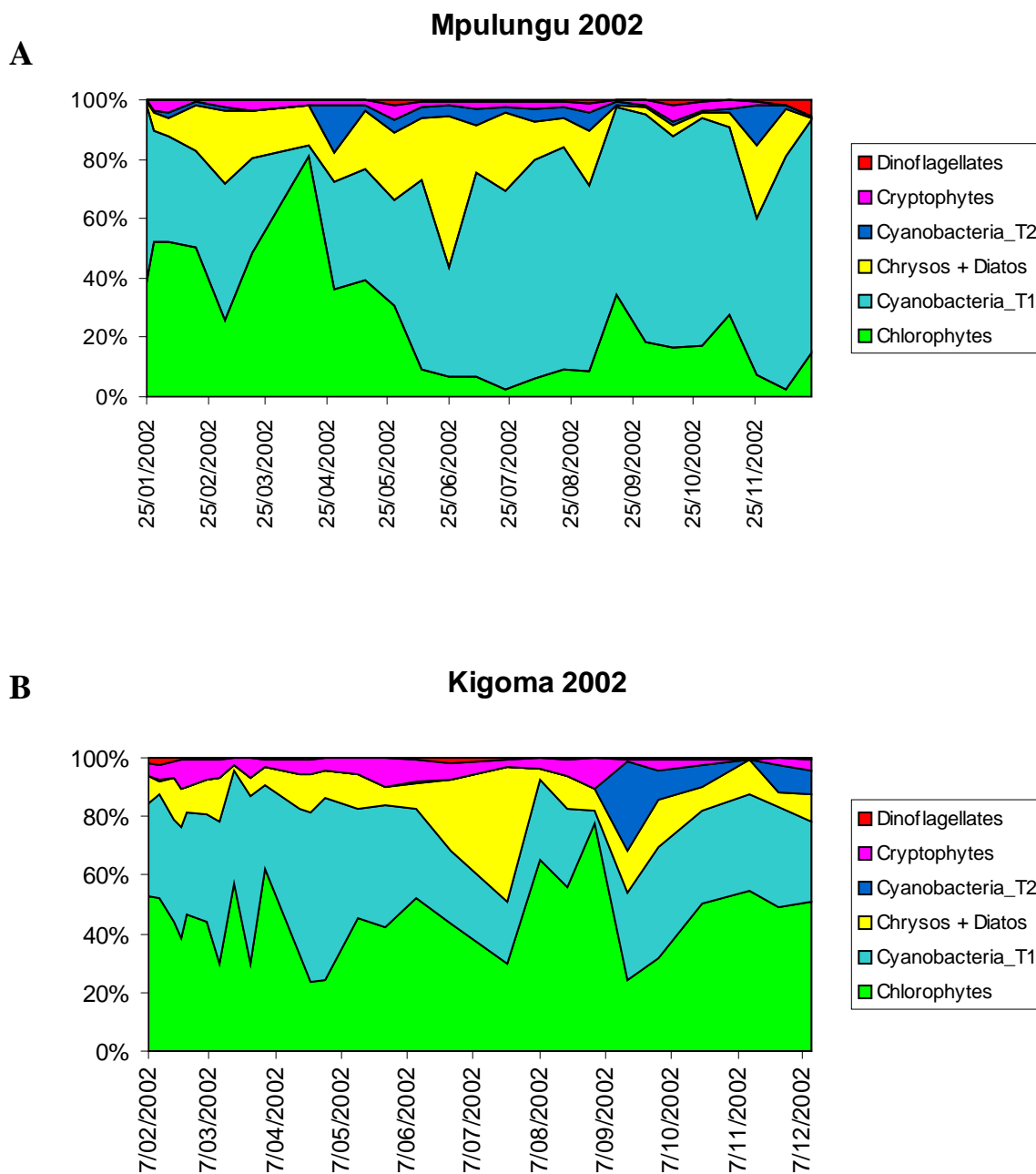


Fig. 33a ; 33b : Abondance relative des diff rentes classes d'algues dans les 40 premiers m tres du Lac Tanganyika, aux deux stations de mesure du projet CLIMLAKE, en 2002

L'observation des biomasses relatives montre que les chlorophytes et les cyanobactéries sont dominantes dans les assemblages phytoplanctoniques, quel que soit le bassin ou la période de l'année. Les cyanobactéries ont une abondance relative plus élevée à Mpulungu qu'à Kigoma. A Mpulungu, bien qu'elles soient d'avantage présentes durant la saison des pluies, on n'observe pas de diminution spectaculaire durant la saison sèche. Ceci est moins vrai à Kigoma : les cyanobactéries atteignent leur abondance relative maximale entre octobre et mai, et montrent ensuite une très forte diminution entre mai et septembre (*fig. 33a ; 33b*).

Les chrysophytes et les diatomées sont présentes tout au long de l'année dans les deux bassins, mais excepté quelques augmentations sporadiques, elles affichent une abondance relative maximale durant la saison sèche, soit de fin avril à fin août pour Mpulungu, et de fin mai à fin juillet pour Kigoma.

Bien qu'on observe, au cours de l'année, des apparitions de l'une ou l'autre classe d'algue (*fig. 34a ; 34b*), les résultats obtenus semblent en accord avec ceux habituellement trouvés dans la littérature pour le Lac Tanganyika. La saison des pluies, où une bonne stratification est établie, est caractérisée par la dominance des chlorophytes et des cyanophytes, tandis que la saison sèche est caractérisée par l'apparition des chrysophytes et des diatomées (Hecky & Kling, 1987).

Lors de l'étude menée en 2003, plus de 60 % de la biomasse totale était composée de cyanobactéries (*fig. 35*), la seconde classe algale en ordre d'importance étant les chlorophytes. Peu de variations temporelles ont été observées, excepté le 8 avril, où plus de 95 % de la biomasse était composée de cyanobactéries (ce qui confirme les données enregistrées sur place au fluorimètre, et qui indiquent une contribution particulièrement importante de la fraction inférieure à 2 μm) (*fig. 31*). La forte abondance relative de diatomées dans l'échantillon du 22 avril permet également d'expliquer la contribution plus élevée de la fraction supérieure à 28 μm observée lors des expériences de fractionnement de la biomasse.

L'analyse de la fraction inférieure à 2 μm permet de conclure que celle-ci est composée intégralement de cyanobactéries (près de 98 %) (*fig. 36*).

3 Analyse élémentaire du phytoplancton

La détermination du rapport entre les concentrations de carbone particulaire et de chlorophylle a permis d'exprimer les biomasses algales non plus en terme de chlorophylle, mais de carbone. Ce rapport moyen a été calculé sur les 20 premiers mètres de la colonne d'eau, à partir des prélèvements effectués tout au long de l'année 2002. Il est de 121,1 pour Kigoma et de 96,7 pour Mpulungu (*fig. 37a ; 37b*).

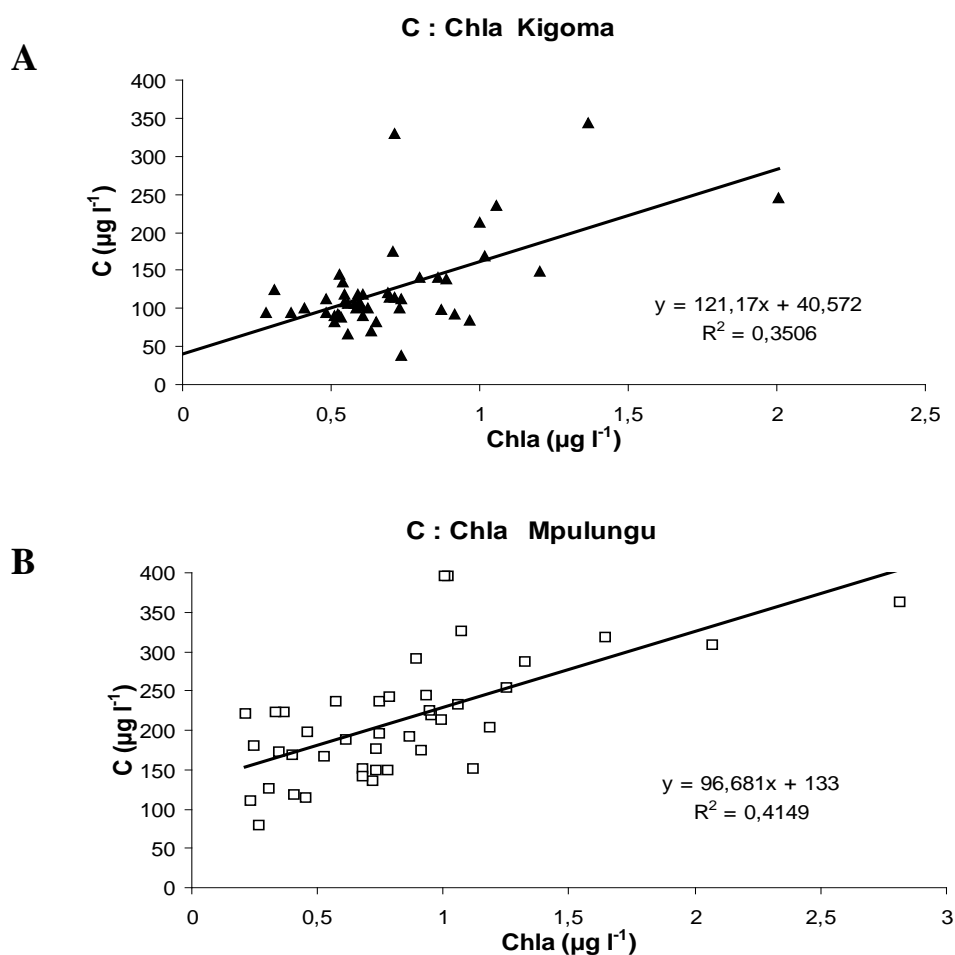


Fig. 37a ; 37b : Relation C : Chl a dans les 20 premiers mètres du Lac Tanganyika, aux deux stations de mesure du projet CLIMLAKE, en 2002

L'ordonnée non nulle à l'origine, alors qu'il n'y a pas de présence de phytoplancton, est causée par divers débris organiques. Plus élevée à Mpulungu qu'à Kigoma (133 et 40 respectivement), elle peut éventuellement signifier que le site de prélèvement dans le bassin sud est d'avantage influencé par des apports de matières organiques particulières vraisemblablement en provenance de la côte que le site du bassin nord, qui serait, lui, d'avantage pélagique. Cette présence de débris organiques plus marquée à Mpulungu qu'à Kigoma est d'ailleurs confirmée par les observations microscopiques réalisées à l'université de Gand (Cocquyt, *comm. pers.*).

Le r sultat des analyses  l mentaires du phytoplancton, effectu es en 2002   Kigoma et Mpulungu, nous on permis de calculer la stoechiom trie du seston, soit le rapport moyen entre le carbone et l'azote (C : N), et entre le carbone et le phosphore (C : P) (*fig. 38a ; 38b*). Ceux-ci sont respectivement de 7,5 et 150. Le redfield ration indique une limitation par l'azote lorsque C : N est sup rieur   8, et par le phosphore lorsque C : P est sup rieur   130. On n'observe donc pas, en g n ral, de limitation tr s marqu e par les nutriments, m me si une limitation par le phosphore est possible.

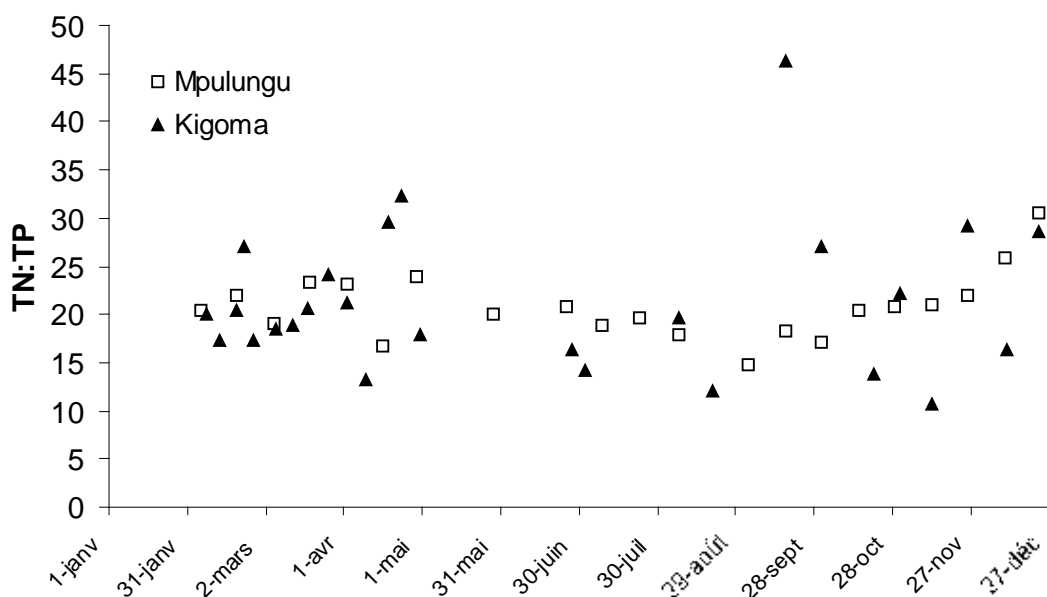


Fig. 39 : Evolution du rapport TN : TP (en atomes) dans les 40 premiers m tres du Lac Tanganyika, aux deux stations de mesure du projet CLIMLAKE, en 2002

Observ s sur un cycle annuel, les rapports entre azote total et phosphore total (formes particulaires et dissoutes) TN : TP (en atomes) calcul s   Mpulungu sont en g n ral proches de 20 (*fig. 39*), ce qui semble indiquer que si une limitation par l'azote est possible, elle n'est pas s v re. La situation est quelque peu diff rente   Kigoma : plusieurs fois au cours de l'ann e, le rapport TN :TP est inf rieur   15, ce qui peut indiquer une limitation par l'azote. Aux deux stations, les rapports TN : TP sont toujours inf rieurs   50, ce qui permet de conclure que la limitation par le phosphore, possible, n'est cependant pas fortement marqu e.

La seule date o  le rapport TN : TP approche fortement de 50 est celle du 17 septembre (station de Kigoma). La biomasse algale atteint   cette date un maximum, t moignant d'un important d veloppement du phytoplancton menant   une forte consommation des nutriments (*fig. 39*). L'examen des profils de concentration en phosphore   cette date rend d'ailleurs bien compte de la situation : il n'y a pas trace de phosphore dissous jusqu'  la profondeur de 80 m tres, contrairement aux autres dates, ce qui provoque un d but de limitation par ce nutriment (*fig. 40*).

4 Production primaire

4.1 Paramètres de la relation photosynthèse-lumière

Le résultat (*Tab. V*) des incubations destinées à évaluer la production primaire fournissent des capacités photosynthétiques (P_{max}) comprises entre 2,92 et 5,4 $\mu\text{g C } (\mu\text{g chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$, avec une moyenne de 3,97 $\mu\text{g C } (\mu\text{g chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$. Les valeurs d'intensité au seuil de la saturation (I_k) sont elles comprises entre 263 et 722 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, avec une moyenne de 469 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Le rapport P_{max}/I_k (α), qui mesure l'efficacité photosynthétique, est en moyenne de 0,270 $\text{mmol C } (\text{mg chl } a)^{-1} (\text{E m}^{-2})^{-1}$.

4.2 Production phytoplanctonique

4.2.1 Production primaire journalière

La production primaire journalière a été estimée selon les équations de Smith et de Talling, et est en moyenne de 469 et 475 $\text{mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ respectivement. Il existe une bonne corrélation entre les deux séries de mesures (*fig. 41*). Les valeurs sont un peu plus faibles que celles fournies par Hecky & Fee (1981), qui avaient estimé la production primaire journalière à 600 $\text{mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour la saison des pluies (estimations basées sur des mesures effectuées pendant la saison sèche).

Plusieurs estimations de la production primaire du Lac Tanganyika ont été réalisées par le passé, notamment par Sarvala et Hecky. Les valeurs citées par chacun d'eux sont cependant très différentes. Ainsi, la valeur moyenne annuelle de production primaire du lac serait de 0,8 $\text{g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Hecky & Fee, 1981), et de 1,2 $\text{g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Sarvala *et al.*, 1999).

Cette dernière valeur peut être remise en question : elle résulte d'un nombre restreint d'observations (29 mesures) à trois stations différentes (Mpulungu, Kigoma et Bujumbura). Les valeurs calculées à cette station sont d'ailleurs très élevées (*fig. 42*). Elles sont sans doute le résultat d'une influence de la Ruzizi (rejet de nutriments) et des activités humaines dans la région de Bujumbura (pollution). Il semble donc plus sûr de prendre en considération les valeurs données par Hecky & Fee.

4.2.2 Production primaire nette

La production primaire nette peut être estimée en soustrayant à la production brute la respiration. Cette estimation tient compte de P_{max} , de la concentration moyenne en chlorophylle a dans la zone de mélange, et de la profondeur de celle-ci :

$$R = 0,08 \cdot P_{max} \cdot Chla \cdot 24 \cdot Z_m$$

Au cours de la période d'étude, cette respiration était en moyenne de $93 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, soit environ 20 % de la production primaire brute.

Ces valeurs assez faibles résultent des faibles profondeurs de la zone de mélange, qui permettent au plancton de rester en permanence à l'intérieur de la zone photique, et donc de diminuer le rapport 'respiration-production'. La production primaire nette a donc été en moyenne de $382 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

4.2.3 Production primaire et taux de croissance

Le taux de croissance du phytoplancton peut être estimé si on connaît la production nette, la biomasse algale exprimées en chl a , le rapport $C : \text{Chl } a$ (cf. 3) et la profondeur de la zone de mélange :

$$\mu = \ln \left(1 + \left(\frac{PN}{Chla \cdot C \cdot Z_m} \right) \right)$$

En moyenne, le taux de croissance estimé lors de l'étude était de $0,31 \text{ j}^{-1}$. Les estimations données par Hecky & Fee (1981) étaient elles en moyenne de $0,9 \text{ j}^{-1}$, ce qui assure au phytoplancton du lac Tanganyika le plus haut taux de croissance parmi les lacs tropicaux.

Ce taux de croissance dépend du rapport entre la zone de mélange et la zone photique (fig. 43). Un rapport élevé entraîne pour les algues une limitation par la lumière, celles-ci étant entraînées hors de la zone photique. La photosynthèse devenant insuffisante pour compenser les pertes respiratoires qui, elles, restent constantes, la croissance du phytoplancton diminue (fig. 43).

Les valeurs importantes des taux de croissance tiennent donc au fait que les profondeurs de la zone de mélange au cours des échantillonnages étaient particulièrement faibles, comparées aux profondeurs de la zone photique.

4.2.4 Fractionnement de la production primaire

Pour rappel, lors de l'étude menée à Mpulungu pendant la saison des pluies 2003, un échantillon moyen de la zone photique a été incubé en présence de carbone radioactif, et a ensuite été soumis à des filtrations différentielles.

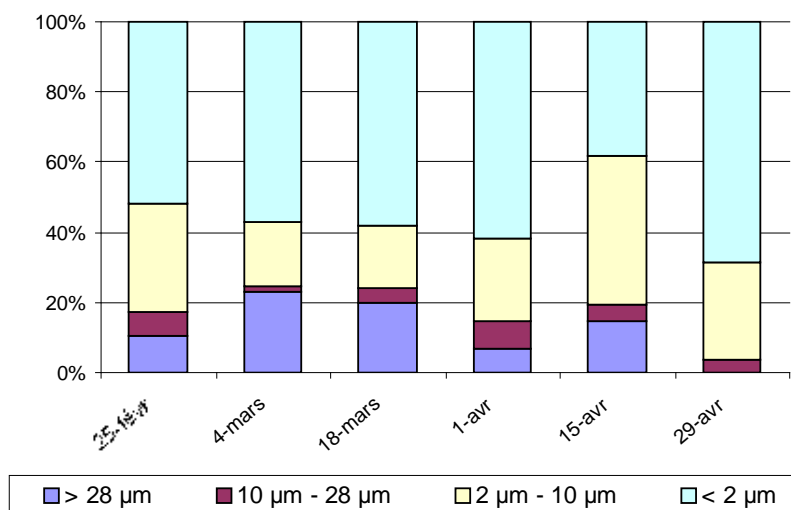


Fig. 44: Fractionnement de la production algale du Lac Tanganyika, station de Mpulungu, durant la saison des pluies 2003

Tout comme ce qui a été observé pour la biomasse, on s'aperçoit que la majorité de la production phytoplanctonique est assurée par les algues de petites tailles : la fraction inférieure à 2 µm réalise à elle seule plus de 50 % de cette production (production planctonique et réassimilation bactérienne confondues, cf. 4.3) (fig. 44 ; 45).

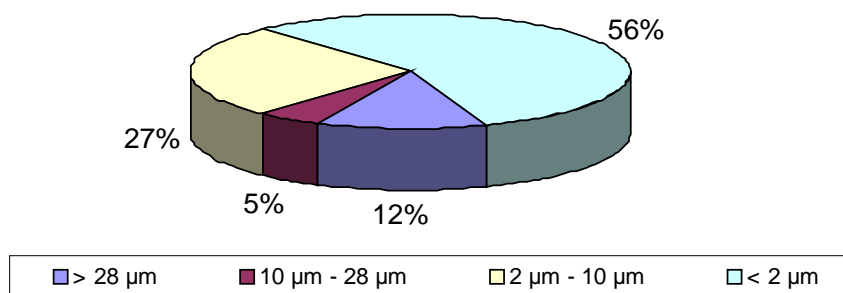


Fig. 45 : Contribution moyenne des différentes classes de taille à la production algale du Lac Tanganyika, station de Mpulungu, durant la saison des pluies 2003

De tels résultats sont en accord avec ceux de la littérature, puisqu'on sait que dans les systèmes marins oligotrophes, le picoplancton possède généralement les plus haut taux de production (Agawin *et al.*, 2000).

4.3 Production particulière et dissoute

Parallèlement aux expériences de fractionnement de la production, où, après avoir été incubé en présence de bicarbonate marqué, l'échantillon subissait des filtrations différentielles, une seconde expérience de fractionnement a été menée.

L'échantillon était cette fois, après une incubation de 6 heures au carbone radioactif, successivement filtré sur des filtres de 2 μm et 0,2 μm , le filtrat étant finalement récupéré, acidifié, bullé et analysé au compteur à scintillation.

Bien que constituant une réplique de la manipulation précédente, les résultats de celle-ci sont néanmoins intéressants, car plus précis, puisque l'échantillon ne subit pas les différentes filtrations, sources d'erreurs potentielles.

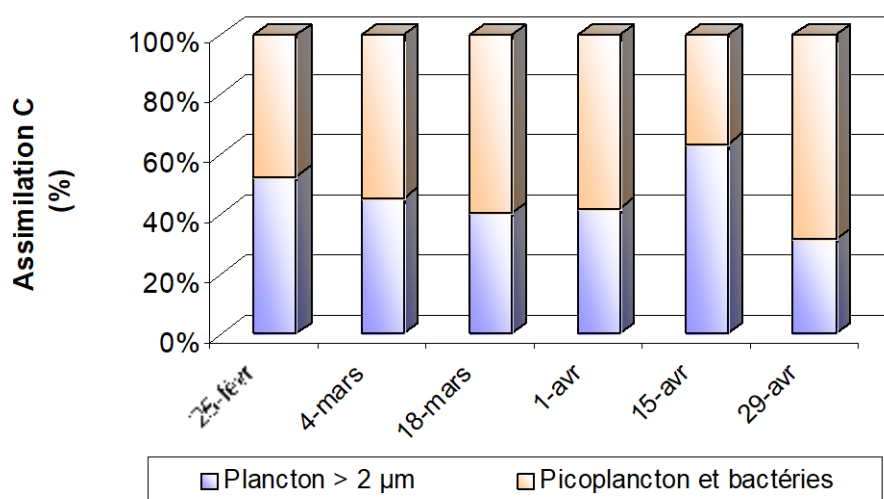


Fig. 46 : Assimilation de carbone par le plancton et l'ensemble 'picoplancton et bactéries' au Lac Tanganyika, station de Mpulungu, durant la saison des pluies 2003

La contribution moyenne de la fraction supérieure à 2 μm (dénommée plancton) à l'assimilation de carbone a été de 46 % ; les 54 % restants étant assurés conjointement par le picoplancton (plancton inférieur à 2 μm) et les bactéries (fig. 46).

Cette contribution est restée relativement constante au cours du temps, excepté le 15 avril, où une diminution de la contribution du picoplancton et des bactéries est observée. On ne remarque pas de modification d'abondance dans la fraction picoplanctonique (fig. 31) ; par contre, la production bactérienne à cette date, ainsi que la biomasse, sont relativement faibles comparées aux autres dates (fig. 47 ; 48).

Lors de ces exp riences, l'assimilation de carbone par le plancton sup rieur   2  m a  t  en moyenne de 1,16  g C l⁻¹ h⁻¹, avec des valeurs comprises entre 0,36 et 1,91. L'assimilation par le picoplancton et la r assimilation par les bact ries  taient elles comprises entre 0,50 et 2,94, pour une moyenne de 1,42  g C l⁻¹ h⁻¹.

Le filtrat r cup r    la fin de l'exp rience  tait sens  nous renseigner sur la production dissoute. En effet, le carbone radioactif pr sent dans ce filtrat est du carbone organique non assimil  par les bact ries (le carbone inorganique ayant  t   limin  par acidification et bullage), et provenant de l'excr tion algale.

Compar e   l'activit  radioactive au temps initial, apr s acidification et bullage (T0, correspondant   l'activit  imm diatement apr s l'injection de carbone marqu  dans l' chantillon, estim e en moyenne   700 dpm), les valeurs de carbone organique r siduel  taient toujours inf rieures (en moyenne 450 dpm).

Des valeurs  lev es de T0 peuvent traduire une interaction avec la mati re particulaire dans les quelques secondes qui suivent l'inoculation (Mague *et al.*, 1980), tandis que les faibles valeurs de carbone organique r siduel sont sans doute le r sultat d'une incorporation rapide de la part des bact ries (Sell & Overbeck, 1992).

5 Biomasse bactérienne

Les abondances bactériennes pour Mpulungu, durant la saison des pluies 2003, estimées grâce au microscope à épifluorescence, étaient comprises entre 1,19 et 2,03 milliards de bactéries par litre, avec une moyenne de 1,55. Ces résultats sont légèrement inférieurs à ceux relevés en janvier 2002 (n=3), où l'abondance moyenne était de 2,26 milliards de bactéries par litre (Pirlot, *comm. pers.*). Hecky & Fee (1981) rapportent des valeurs comprises entre 0,54 et 1 milliard de bactéries par litre, mais pour des échantillonnages effectués en octobre-novembre.

Le contenu moyen en carbone des bactéries ayant également été estimé grâce au microscope à épifluorescence, il est possible de connaître la biomasse bactérienne.

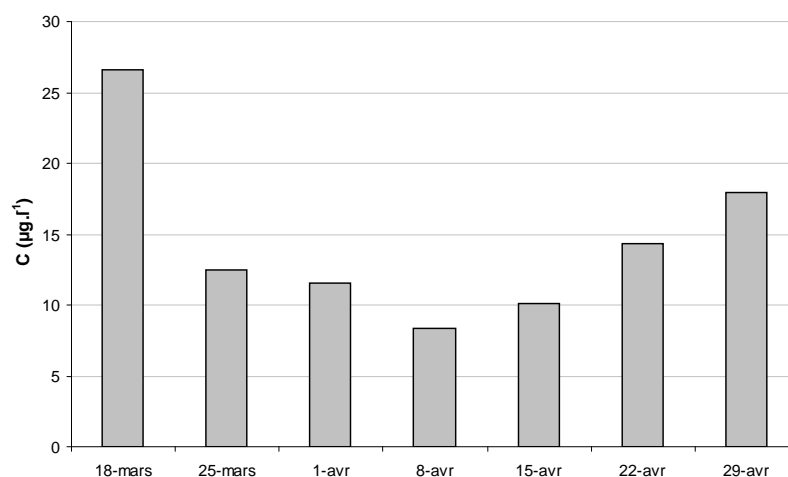


Fig. 47 : Biomasse bactérienne au Lac Tanganyika, station de Mpulungu, durant la saison des pluies 2003

Cette biomasse est en moyenne de 14,5 µg C l⁻¹, avec des valeurs comprises entre 8,4 et 26,7 µg C l⁻¹ (fig. 47). Cette valeur est également plus faible que celle trouvée en 2002, où la biomasse moyenne de bactéries atteignait 25,5 µg C l⁻¹ (Pirlot, *comm. pers.*).

6 Production bactérienne

Les productions bactériennes, estimées par la méthode d'incorporation de thymidine tritiée, intégrées sur la même hauteur de colonne d'eau que les productions primaires, soit 30 mètres, ont été comprises entre 28 et 287 $\text{mg C m}^{-2} \text{j}^{-1}$, avec une moyenne de 115 $\text{mg C m}^{-2} \text{j}^{-1}$ (fig. 48).

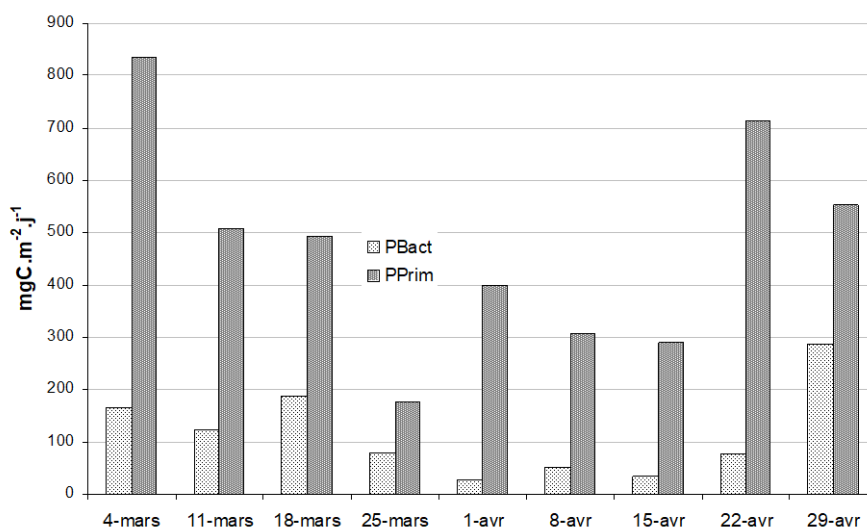


Fig. 48 : Productions bactérienne et primaire au Lac Tanganyika, station de Mpulungu, durant la saison des pluies 2003

En comparaison des résultats obtenus en janvier 2002 (moyenne de 52 $\text{mg C m}^{-2} \text{j}^{-1}$ (Pirlot, *comm. pers.*), nos résultats sont plus élevés.

Exprimés en $\text{mg C m}^{-3} \text{j}^{-1}$, nos résultats indiquent une production moyenne de 3,8 $\text{mg C m}^{-3} \text{j}^{-1}$. Ils sont cohérents avec ceux trouvés en 1995, où les valeurs de production bactérienne étaient comprises entre 0,1 et 4,9 $\text{mg C m}^{-3} \text{j}^{-1}$ (moyenne de 2,8) (Sarvala *et al.*, 1999).

Il semble que nos productions bactériennes soient positivement corrélées à la production primaire de la semaine précédente (fig. 49). Nos résultats montrent que la production bactérienne est d'environ 24 % de la production phytoplanctonique. Sarvala *et al.* (1999) l'avaient eux indirectement estimé à 20 % de la production primaire (à partir de mesures de biomasses et de capacités photosynthétiques). Nos résultats sont cohérents avec ceux obtenus en milieu marin, où plusieurs études montrent que production microbienne et production primaire sont étroitement corrélées (la production bactérienne oscillant entre 10 et 50 % de la production phytoplanctonique) (Azam *et al.*, 1983 ; Bell *et al.*, 1983).

Les différences de productions observées sur la durée de la période d'études sont assez importantes (valeurs minimales et maximales de 27 et 187 $\text{mg C m}^{-2} \text{j}^{-1}$). Elles sont cependant à mettre en rapport avec les variations des biomasses bactériennes (fig. 50).

1 Discussion générale

L'observation des résultats obtenus dans le cadre du projet CLIMLAKE au Lac Tanganyika en 2002 permet de dégager quelques caractéristiques générales.

Il a été montré qu'en saison des pluies, la température relativement élevée entraîne une stratification relativement forte de la colonne d'eau. La profondeur de la zone de mélange est faible, comparée à celle de la saison sèche. Le rapport entre la profondeur de la zone de mélange et la profondeur de la zone photique ($Z_m : Z_{eu}$) est généralement inférieur à l'unité, et bien que cela induise des conditions lumineuses idéales dans la colonne d'eau, les biomasses algales sont assez faibles, spécialement à la fin de la saison des pluies (mars - avril). A cette époque, les concentrations en nutriments dans les couches supérieures sont faibles.

Entre mai et septembre, une certaine diminution de la température moyenne des eaux de surface et une augmentation de la vitesse du vent s'observent. La diminution du gradient de densité, combinée à l'action du vent, a pour effet de briser la stratification établie pendant la saison des pluies, en abaissant la thermocline et en augmentant ainsi la profondeur de la zone de mélange. Cet accroissement de la zone de mélange diminue la quantité moyenne de lumière dans la colonne d'eau entre mai et septembre, mais parallèlement, augmente les concentrations en nutriments.

Une fois que la saison sèche, qui est caractérisée par une plus grande profondeur de la zone de mélange, se termine, une certaine augmentation de la biomasse algale est perceptible: les nutriments sont disponibles en quantités plus importantes que lors de la saison des pluies précédente, et les intensités lumineuses moyennes dans la colonne d'eau redeviennent favorables (diminution du rapport $Z_m : Z_{eu}$). On observe ainsi, hormis quelques exceptions, que la plupart des classes d'algues montrent un pic d'abondance maximal après la fin de la saison sèche. La biomasse algale (intégrée sur la zone de mélange), en moyenne de $20 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$, peut atteindre à cette période des valeurs de l'ordre de $50 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$.

On remarque également que la profondeur de mélange accrue lors de la saison sèche semble avoir un impact sur la composition du phytoplancton. Ce phénomène serait principalement dû aux modifications des conditions lumineuses dans la colonne d'eau. L'assemblage dominant dans le phytoplancton du Lac Tanganyika est constitué par des picocyanobactéries et des chlorophytes, typiquement photophiles. Cette dominance est particulièrement marquée en saison des pluies, où les quantités de lumière dans la colonne d'eau sont importantes (faible rapport $Z_m : Z_{eu}$). L'augmentation d'abondance des chrysophytes et des diatomées pendant la saison sèche est à mettre en rapport avec l'augmentation de la profondeur de mélange. La conséquence de cette profondeur accrue, outre la remontée de nutriments vers la zone photique, est d'augmenter le rapport $Z_m : Z_{eu}$, et donc de diminuer la quantité de lumière moyenne à l'intérieur de la colonne d'eau. Cette diminution de luminosité va favoriser les algues de type sciaphile, comme par exemple les diatomées.

Comme attendu, les concentrations en nutriments dans les eaux du Lac Tanganyika sont faibles. Les augmentations de ces concentrations s'observent particulièrement bien pendant la saison sèche, où la zone de mélange plus profonde permet une remontée des nutriments vers les couches de surface, déjà mise en évidence par des études antérieures (Plisnier *et al.*, 1996).

La stœchiométrie du seston a été approchée par les rapports C : N et C : P. Ces rapports, en moyenne de 7,5 et de 150 respectivement laissent penser qu'il n'y a pas de limitation sévère par les nutriments, bien qu'une limitation modérée par le phosphore soit possible. Les rapports entre azote total et phosphore total (TN : TP), calculés pour l'année 2002 sont en moyenne de 20, ce qui semble également indiquer qu'il n'y a pas de limitation sévère par les nutriments.

Si par contre on s'intéresse à l'évolution temporelle de ce rapport, il apparaît que l'azote peut éventuellement s'avérer limitant, bien que cette limitation ne soit pas très sévère. Une limitation sévère par le phosphore, établie lorsque le rapport TN : TP dépasse 50, n'a pas été observée. Une seule fois ce rapport a atteint la valeur de 46, et a pu être mis en relation avec une biomasse algale relativement importante et une absence de phosphore dissous dans l'eau.

Rappelons cependant que les échantillonnages ne renseignent que sur la situation au moment précis où ils sont effectués. Entre deux dates de prélèvement, les conditions peuvent avoir été totalement différentes. Les conclusions que l'on tire de ces résultats ne sont que donc des hypothèses. Il faut garder à l'esprit que tous les processus décrits s'inscrivent dans une dynamique. Ainsi, la biomasse algale à un moment donné ne reflète que l'équilibre qui existe entre les phénomènes de production et les phénomènes de disparition. Une biomasse plus importante à une date précise peut soit résulter d'une production plus importante de la part du phytoplancton, soit d'une consommation par le zooplancton plus faible, ou bien encore des deux à la fois.

Notre étude de 2003, effectuée à Mpulungu durant la saison des pluies, nous a permis d'estimer la production primaire brute journalière moyenne à $475 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Cette estimation, bien qu'un peu plus faible, est proche de celle donnée par Hecky & Fee (1981), qui avaient estimé la production primaire journalière à $600 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour la période d'avril – mai. Notons que les valeurs de Hecky & Fee (1981) étaient peu précises, ayant été extrapolées à partir des paramètres de la photosynthèse estimés lors d'expériences menées en octobre – novembre.

Nos capacités photosynthétiques ont été en moyenne de $4,21 \text{ mg C (mg chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$; Hecky & Fee avaient obtenu une valeur moyenne de $6 \text{ mg C (mg chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$, mais toujours lors de leurs expériences conduites en octobre – novembre. Cette capacité serait, d’après eux, d’environ $4 \text{ mg C (mg chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$ pour avril – mai, ce qui est très proche de nos estimations.

Dans le cadre d’un mémoire portant également sur le phytoplancton du Lac Tanganyika (Hardy, 2002), une estimation de la production primaire avait également été réalisée, pour la station de Kigoma, durant la saison des pluies 2002. Les résultats indiquaient une production primaire journalière brute moyenne d’environ $200 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, ce qui est beaucoup plus faible que nos estimations et celles de Hecky & Fee (1981).

Nos valeurs moyennes de I_k étant relativement élevées ($441 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), on peut penser que le phytoplancton, au moment du prélèvement, était constitué de populations d’algues de type photophile. Cela se vérifie également sur les courbes photosynthèse – irradiance, qui ne montrent pas l’existence d’une photoinhibition.

Ces observations sont à mettre en relation avec les faibles rapports $Z_m : Z_{eu}$ (0,43). Cela permet d’obtenir une quantité moyenne de lumière relativement importante dans la colonne d’eau, conduisant probablement à une acclimatation des algues et à une modification de leur réponse photosynthétique.

Le taux de croissance estimé par ce travail est en moyenne d’environ $0,33 \text{ j}^{-1}$. Il est plus élevé que celui obtenu à Kigoma en 2002, où la valeur moyenne était de $0,07 \text{ j}^{-1}$ (Hardy, 2002). La différence s’explique par nos productions primaires qui sont plus importantes, et également par nos faibles rapports $Z_m : Z_{eu}$ (0,43 en moyenne, contre 0,85 à Kigoma (Hardy, 2002)).

Les I_k plus faibles obtenus à Kigoma (en moyenne $366 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Hardy, 2002)) seraient également le résultat de cette profondeur de mélange plus importante, qui augmente le rapport $Z_m : Z_{eu}$, et diminue la quantité moyenne de lumière dans la colonne d’eau.

Il faut remarquer qu’il existe très peu de données avec lesquelles nos I_k pourraient être confrontés. Les valeurs habituellement citées sont souvent obtenues à partir de systèmes totalement différents du Lac Tanganyika (Lac George : $I_k = 135 - 323 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Kirk, 1983)).

Une relation approximative (fig. 51) entre la production primaire journalière et la biomasse de chlorophylle *a* dans la zone photique a été établie pour plusieurs lacs africains (Lemoalle *et al.*, in Symoens *et al.* 1981) : $P \text{ (g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}) = 0,140 B \text{ (mg chl } a \text{ m}^{-2})$.

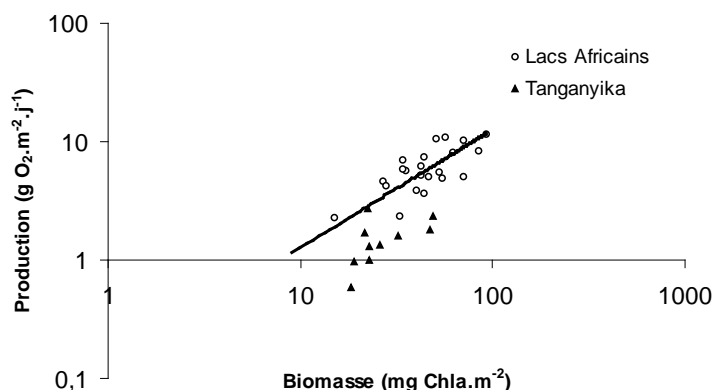


Fig. 51 : Relation existant entre la production primaire journalière et le contenu en chlorophylle *a* dans la zone photique pour divers lacs africains (d'après Lemoalle *et al.*, in Symoens *et al.* 1981). Nos propres valeurs sont également renseignées.

Les valeurs trouvées lors de notre étude se situent dans la gamme des rapports inférieurs de cette relation, puisque nous obtenons en moyenne un rapport de 0,055 entre la production primaire et la biomasse algale dans la zone photique. Cette valeur est proche de celle obtenue pour les lacs tempérés d'Amérique du Nord (0,052) (Smith, *in* Symoens *et al.*, 1981).

Les diverses expériences de fractionnement, tant de la biomasse que de la production, ont révélé le rôle majeur du plancton de taille réduite dans le Lac Tanganyika.

Il apparaît ainsi que le plancton de taille inférieure à 10 μm constitue plus de 85 % de la biomasse phytoplanctonique totale. Le picoplancton, défini comme étant la fraction de taille inférieure à 2 μm , représente lui près de 60 % de cette biomasse totale.

L'importance du petit nanoplancton et du picoplancton a également été mise en évidence dans la production phytoplanctonique, dans des proportions similaires à celles observées pour la biomasse algale : le plancton dont la taille est inférieure à 10 μm assure plus de 80 % de l'assimilation de carbone ; le picoplancton inférieur à 2 μm assurant à lui seul plus de 55 % de cette assimilation totale. A noter cependant que dans nos expériences, une partie de l'assimilation de carbone mesurée pour la fraction inférieure à 2 μm est en fait causée par la réassimilation bactérienne, qui utilise comme substrat les produits de l'excrétion algale.

Il n'a pas été réalisé d'estimation de cette réassimilation lors de ce travail, mais une estimation fournie par le mémoire précédent réalisé à la station de Kigoma avance des valeurs de l'ordre de 30 % du carbone inorganique fixé par le phytoplancton (Hardy, 2002).

A l'issue des manipulations de fractionnement, nous ne sommes pas parvenus à déterminer la quantité de carbone organique résiduel, les valeurs d'activité radioactive étant trop faibles. Ce carbone organique résiduel était sensé nous renseigner sur la production dissoute, puisqu'il s'agit de carbone non assimilé par les bactéries, mais provenant de l'excrétion algale. L'hypothèse avancée est que lors de notre étude, la majorité du carbone excrété par le phytoplancton est directement et rapidement réassimilé par les bactéries. Peu de produits excrétés resteraient donc dissous. Cette constatation avait déjà été évoquée lors d'études précédentes (Sell & Overbeck, 1992). Même si la part de carbone assimilé par le picoplancton n'est pas connue précisément (nous ne connaissons que la somme de l'assimilation par le picoplancton et la réassimilation bactérienne), il n'en demeure pas moins que celui-ci pourrait bien jouer un rôle considérable dans la structure trophique du Lac Tanganyika. La contribution particulièrement importante du picoplancton à la biomasse et à la production avait déjà été notée dans plusieurs systèmes marins oligotrophes (Agawin *et al.*, 2000). Dans de tels systèmes, pauvres en nutriments, cette dominance est basée sur la petite taille cellulaire, qui, en augmentant la surface par unité de volume, confère au picoplancton un avantage : une plus grande capacité d'incorporation des nutriments, comparé au plancton de taille plus importante. Il n'est donc pas étonnant de penser que le Lac Tanganyika, avec de faibles concentrations en nutriments, possède un phytoplancton essentiellement composé d'algues de petite taille.

Nos valeurs de production bactérienne étaient en moyenne de $115 (+/- 85) \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, et plus élevées que celles obtenues pour la même station en janvier 2002 ($52 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Pirlot, *comm. pers.*)). Une forte variation temporelle dans les valeurs de production au cours de la période d'étude a été observée, alors que les variations sont sensées être minimales sur une durée si courte (Pirlot, *comm. pers.*).

Plusieurs travaux réalisés en milieu marin montrent que la production bactérienne est positivement corrélée à la production phytoplanctonique (Azam *et al.*, 1983 ; Bell *et al.*, 1983). Nous avons pu mettre en évidence une corrélation significative ($r^2=0,48$; $p < 0,05$) entre les deux types de production. La production bactérienne serait d'environ 24 % de la production phytoplanctonique de la semaine précédente. Une relation entre la production bactérienne et la production phytoplanctonique a déjà été observée au Lac Tanganyika : la production bactérienne serait d'environ 20 % de la production primaire, selon les mesures de Sarvala *et al.* (1999). Notons cependant que cette corrélation entre les productions dérive d'une corrélation calculée entre la production bactérienne et la biomasse phytoplanctonique. Au cours d'échantillonnages réalisés pendant une croisière nord – sud sur le Lac Tanganyika en 2002, une variabilité spatiale de la production bactérienne a été observée : celle-ci était plus importante au sud qu'au nord, et était corrélée à la production phytoplanctonique, qui affichait également un accroissement du nord vers le sud (Pirlot, *comm. pers.*).

2 Conclusions et perspectives

Par sa photosynthèse, le phytoplancton produit de la matière organique sous forme de biomasse algale (production particulaire), qui sera exportée vers les niveaux supérieurs de la chaîne trophique.

Dans le modèle de la boucle microbienne, une certaine quantité de carbone organique dissous est excrété par le phytoplancton (production dissoute) et libéré par la lyse des algues mortes. Ce carbone est réassimilé par les bactéries, qui le rendent de nouveau disponible pour la chaîne trophique habituelle (via leur ingestion par le protozooplancton, qui sera lui même consommé par le métazooplancton).

Le picophytoplancton, lui, par sa taille réduite, n'est pas directement consommable par le métazooplancton, surtout si celui-ci est constitué de copépodes. Il l'est cependant par le protozooplancton.

Notre étude nous a permis de connaître les quantités de carbone produites par le phytoplancton lors de sa photosynthèse, soit en moyenne $475 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Elle nous a également montré qu'une partie importante de la production algale (55 %) était assurée par la fraction inférieure à $2 \mu\text{m}$, et donc partagée entre la production du picoplancton d'une part, et la réassimilation bactérienne de carbone organique excrété d'autre part (selon un rapport qui n'a pas été déterminé). Nous avons également montré qu'il existait un couplage entre la production bactérienne et la production primaire.

L'ensemble de ces résultats permet de renforcer l'hypothèse de l'importance de la boucle microbienne dans la structure trophique du Lac Tanganyika, puisqu'une grande partie de la production primaire transite vers le protozooplancton, qui constitue sans doute une source de nourriture alternative pour les copépodes pélagiques.

De nombreuses perspectives peuvent être envisagées ; nous n'en citerons que quelques unes.

Il pourrait être intéressant d'estimer, d'une part, le taux de grazing du picophytoplancton par le protozooplancton (le taux de grazing des bactéries par le protozooplancton étant approché dans une étude parallèle (mémoire d'Arnaud Ghilain), et celui du protozooplancton par le métazooplancton d'autre part. Il serait ainsi possible de connaître l'efficacité de transfert entre le picophytoplancton (d'un grand intérêt puisqu'une grande partie de la production primaire semble lui être attribuable) et le métazooplancton.

D'autres manipulations permettant une estimation de l'excrétion algale et de sa réassimilation bactérienne subséquente devraient également être effectuées (les résultats obtenus en 2002 ne provenant que d'un nombre limité d'observations (3) (Hardy, 2002).

Pour terminer, rappelons que la production piscicole pélagique est dépendante de la production primaire. Une diminution des quantités de poissons pêchés a été remarquée depuis quelques années ; elle a été mise en relation avec le réchauffement climatique (O'Reilly *et al.*, 2003 ; Verburg *et al.*, 2003 ; Plisnier, 2000).

Des estimations de la production primaire devraient donc être réalisées de façon régulière, à plusieurs stations, afin de confirmer ou d'infirmer les quelques valeurs traditionnellement citées, et d'observer une éventuelle diminution, ce qui validerait l'hypothèse que le réchauffement climatique diminue la productivité du Lac Tanganyika.

- Agawin, N. S. R., C. M., Duarte, S., Agusti. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnol. Oceanogr.* **45(3)**, 591-600 (2000)
- Azam, F., T., Fenchel, J. G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil, F. Thingstad. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**, 257-263 (1983)
- Baines, S. B., M. L., Pace. The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: Patterns across marine and freshwater systems. *Limnol. Oceanogr.* **36(6)**, 1078-1090 (1991)
- Beadle, L. C. The inland waters of Tropical Africa, *Longman London 2nd ed.*, 475 p. (1981)
- Bell, W. H. Bacterial utilization of algal extracellular products. The specificity of algal-bacterial interaction. *Limnol. Oceanogr.* **28(6)**, 1131-1143 (1983)
- Biddanda et al., Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters. *Limnol. Oceanogr.* **46(3)**, 730-739 (2001)
- Brock, T. D., J., Clyne. Significance of Algal Excretory Product for Growth of Epilimnetic Bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* **47(4)**, 731-734 (1984)
- Chitamwebwa, D.. Meromixis, stratification and internal waves in Kigoma waters of Lake Tanganyika. *Hydrobiologia* **407**, 59-64 (1999)
- Chrzanowski, T. H., J. G., Hubbard. Bacterial utilization of algal extracellular products in a southwestern reservoir. *Hydrobiologia* **179**, 61-71 (1989)
- Cole, J. J., G. E., Likens, D. L., Strayer. Photosynthetically produced dissolved organic carbon: an important carbon source for planktonic bacteria. *Limnol. Oceanogr.* **27(6)**, 1080-1090 (1982)
- Cole, J. J., S., Findlay, M. L., Pace. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **43**, 1-10 (1988)
- Coulter, G.W. Lake Tanganyika and its life. *Natural History Museum and Oxford University press*, 354p. (1991)
- Edmond, R.F., R.F., Stallard, H., Craig, V., Craig, R.F., Weiss, G.W., Coulter. Nutrient chemistry of the water column of Lake Tanganyika. *Limnol. Oceanogr.* **38(4)**, 725-738 (1993)

Fuhrman, J. A., T. D., Sleeter, C. A., Carlson, L. M., Proctor. Dominance of bacterial biomass in the Sargasso Sea and its ecological implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **57**, 207-217 (1989)

Guildford, S. J., R. E., Hecky. Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship ? *Limnol. Oceanogr.* **45(6)**, 1213-1223 (2000)

Haberyan, K. A., R. E., Hecky. The late Pleistocene and Holocene stratigraphy and paleolimnology of Lakes Kivu and Tanganyika. *Paleogeography, paleoclimatology, Paleocology* **61**, 169-197 (1987)

Hardy, M. A., Etude du phytoplancton du lac Tanganyika. Mémoire de licence en sciences biologiques, Namur (2002)

Hecky, R. E., H. A., Bootsma, R. M., Mugidde, F. W. B., Bugenyi. Phosphorus Pumps, Nitrogen Sinks, and Silicon Drains: Plumbing Nutrients in the African Great Lakes. p205-224 in T.C. Johnson and E.O. Odada (eds.), *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes*. Gordon and Breach. (1996)

Hecky, R. E., H. J., Kling. Phytoplankton ecology of the great lakes in the rift valleys of Central Africa. *Arch. Hydrobiol. Beih.* **25**, 197-228 (1987)

Hecky, R. E., E. J., Fee. Primary production and rates of algal growth in Lake Tanganyika, *Limnol. Oceanogr.* **26 (3)**, 532-547 pp (1981)

Hecky, R. E., H. J., Kling. The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: Species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution, *Limnol. Oceanogr.* **26(3)**, 548-564 (1981)

Hellebust, J. A. Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **10**, 192-206 (1965)

Jarvinen, M., K., Salonen, J., Sarvala, K., Vuorio, A., Virtanen. The stoichiometry of particulate nutrients in Lake Tanganyika – implications for nutrient limitation of phytoplankton. *Hydrobiologia* **407**, 81-88 (1999)

Lancelot C.,. Gross Excretion Rates of Natural Marine Phytoplankton and Heterotrophic Uptake of Excreted Products in the Southern North Sea, as Determined by Short-Term Kinetics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **1**, 179-186 (1979)

Larsson U., A. Hagström., Phytoplankton Exudate as an Energy Source for the Growth of Pelagic Bacteria. *Marine Biology* **52**, 199-206 (1979)

- Mague T. H., E. Friberg, D. J. Hughes, I. Morris,. Extracellular release of carbon by marine phytoplankton; a physiological approach. *Limnol. Oceanogr.* **25(2)**, 262-279 (1980)
- Malinsky-Rushansky N. Z., C. Legrand,. Excretion of dissolved organic carbon by phytoplankton of different sizes and subsequent bacterial uptake. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **132**, 249-255 (1996)
- O'Reilly, C., S. R., Alin, P.-D., Plisnier, A. S., Cohen, B. A., McKee. Climate change decrease aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature* **424**, 766-768 (2003)
- Petit M., G. Pekala Alves, P. Lavandier,. Phytoplanktonic exudation, bacterial reassimilation and production for three diel cycles in different trophic conditions. *Arch. Hydrobiol.* **146(3)**, 285-309 (1999)
- Plisnier P.-D.,. Limnological Sampling During A Second Annual Cycle (1994-1995) And Some Comparisons With Year One On Lake Tanganyika. CP/RAF/271/FIN-TD/56 (En): 48p. (1996)
- Plisnier P.-D.,. Climate, Limnology, and Fisheries Changes of Lake Tanganyika. *FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries of Lake Tanganyika*. GCP/RAF/271/FIN-TD/72 (En): 38p. (1997)
- Plisnier P.-D., D. Chitamwebwa, L. Mwape, K. Tshibangu, V. Langenberg, E. COENEN,. Limnological annual cycle inferred from physical-chemical fluctuations at three stations of Lake Tanganyika. *Hydrobiologia* **407**, 45-58 (1999)
- Plisnier P.-D.,. Recent climate and limnology changes in Lake Tanganyika. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **27**, 2670-2673 (2000)
- Plisnier P.-D., E. Coenen,. Pulsed and dampened annual limnological fluctuations in Lake Tanganyika. p 83-96 in Munawar and Hecky (eds.), *The Great Lakes of the World (GLOW): Food-web, health and integrity*. Ecovision World Monograph Series (2001)
- Plinsier P.-D., V. Langenberg, D. Mwape, D. Chitamwebwa, K. Tshibangu, E. Coenen,. Limnological sampling during an annual cycle at three stations on Lake Tanganyika (1993-1994) *FAO/FINNIDA Research for the Management of the Fisheries on Lake Tanganyika*. GCP/RAF/271/FIN-TD/46 (En): 124p. (1996)
- Reynolds, C. S. Vegetation Processes in the Pelagic: A Model for Ecosystem Theory. Excellence in Ecology, *Kinne ed.*, 372p. (1997)
- Sandgren, C.D. Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. *Cambridge University Press* 442p. (1988)

- Sarvala J., K. Salonen, M. Jarvinen, E. Aro, T. Huttula, P. Kotilainen, H. Kurki, V. Langenberg, P. Mannini, A. Peltonen, P.-D. Plisnier, I. Vuorinen, H. Molsa, O. V. Lindqvist., Trophic structure of Lake Tanganyika: carbon flows in the pelagic food web. *Hydrobiologia* **407**, 149-173 (1999)
- Sell A. F., J. Overbeck., Exudates: phytoplankton-bacterioplankton interactions in Plußsee. *J. Plankton. Res.* **14**, 1199-1215 (1992)
- Simon, M., B. C., Cho, F., Azam. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **86**, 103-110 (1992)
- Sondergaard M., B. Riemann, N. O. G. Jorgensen., Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production. *Oikos* **45**, 323-332 (1985)
- Talling J. F.,. Origin of stratification in an African Rift Lake. *Limnol. Oceanogr.* **8**, 68-78 (1963)
- Symoens, J.J., M., Burgis, J.J., Gaudet. The Ecology and Utilization of African Inland Waters. *United Nations Environment Programme*, 191p. (1981)
- Talling, J. F. D. F., Westlake, R. A., Vollenweider. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. *Blackwell Scientific*, 225p. (1974)
- Talling J. F., J. Lemoalle, Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters, *Cambridge University Press*, 441p. (1998)
- Tilzer, M.M., C., Serruya. Large lakes: ecological structure and function. Cambridge University Press, 441p. (1990)
- Van Meel L.I.J.,. Contribution à la limnologie de quatre grands lacs du Zaïre oriental : Tanganyika, Kivu, Mobutu Sese Seko (ex. Albert) Idi Amin Dada (ex. Edouard), Document de travail, Fascicules A et B, *Inst. Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 118 pp (1987)
- Verburg, P., E. H., Hecky, H., Kling. Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika. *Sciences* **301**, 505-507 (2003)
- Wetzel, R. G. Limnology. *Saunders ed.*, 767p. (1983)